

**UNIVERSITE DES ANTILLES ET DE LA GUYANE  
UFR SCIENCES EXACTES ET NATURELLES**

**THESE**

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DES ANTILLES ET DE LA GUYANE**

En

**Sciences de la vie**

**Physiologie et biologie des organismes – populations - interactions**

Ecoles Doctorale Pluridisciplinaire de l'Université des Antilles et de la Guyane

Présentée et soutenue publiquement

Le 25 avril 2014

Par

**Laure BOURNEZ**

**Titre**

**Facteurs explicatifs de la répartition spatiale en Afrique australe de deux  
espèces de tiques parapatriques, vectrices de la cowdriose,  
*Amblyomma variegatum* et *A. hebraeum*, et rôle de la compétition**

**Devant le jury composé**

Rapporteur	Dr Marius GILBERT, Université Libre de Bruxelles
Rapporteur	Pr Maxime MADDER, Institute of Tropical Medicine, Antwerpen
Examineur	Dr Dominique MARTINEZ, CIRAD Guadeloupe
Directeur de thèse	Dr Thierry LEFRANCOIS, CIRAD Montpellier
Co-directeur	Dr Abdennebi OMRANE, Université des Antilles et de la Guyane



# REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier sincèrement Marius Gilbert et Maxime Madder pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Je remercie doublement Dominique Martinez pour avoir accepté de faire partie du jury de thèse, et pour avoir aidé au lancement de ce projet de thèse.

Je remercie chaleureusement Thierry Lefrançois pour m'avoir donné l'opportunité de cette thèse, pour son suivi et ses conseils tout le long de la thèse.

Je remercie Jennifer Pradel pour son aide, son soutien, ses conseils toujours pertinents qui m'ont souvent aidée et confortée dans mes choix.

Je remercie Abdennebi Omrane pour avoir accepté d'être mon co-directeur de thèse, sa gentillesse et ses conseils mathématiques.

Cette thèse fut pour moi très riche en expériences. J'ai eu l'occasion d'échanger et de travailler avec de nombreuses personnes, que ce soit en Guadeloupe, au Mozambique et à Montpellier. Je remercie sincèrement Renaud Lancelot pour son investissement dans ce projet, ses nombreux conseils, et son aide sur les analyses. Merci à Frédéric Stachurski pour sa patience, et ses réponses très détaillées à mes très nombreuses et longues questions, et son aide sur la partie expérimentale. Je remercie également David Pleydell pour son aide essentielle sur le modèle de compétition et pour les discussions générales en écologie, sur la compétition et la dynamique des populations, qui m'ont aidée à me poser les bonnes questions. Un grand merci à Jérémy Bouyer qui a su voir comment tourner autrement une partie de l'analyse et le résultat n'en était que plus surprenant ! Je n'oublie pas Rosalie Aprelon, Ken Giraud-Gerard, et Loïc Jacquet-Crétides pour leur aide sur la mise en place de ma petite expérience et pour leurs expertises sur l'élevage de tiques. Je remercie Rupert Pegram pour ses conseils et son intérêt à mon travail. Je remercie Karine Huber d'avoir pris le temps de discuter un peu avec moi sur la génétique de populations des tiques. Je remercie également pour son soutien Nathalie Vachieri.

Au Mozambique, je remercie chaleureusement Luis Neves pour son accueil, son aide et ses conseils, et surtout son enthousiasme sur le projet et son investissement. Je tiens à remercier pleinement Nidia Cangi pour son accueil dans sa maison, toute son aide que ce soit pour le terrain, les expériences, et la recherche d'informations. Je remercie également Balbina Müller et Erika Cangi pour leur accueil chaleureux dans leur maison. Un grand merci. Je remercie toutes les personnes qui nous ont aidés sur le terrain en particulier Gito et Nelo, Vladimiro, Elizabeth Specht pour son accueil, les techniciens ou vétérinaires des services vétérinaires des districts, et tous les éleveurs. Je remercie également Susanna

pour avoir pris le temps de rechercher les informations dont j'avais besoin. Je remercie toutes les personnes du centre biotechnologique de l'université Eduardo Mondlane pour leur accueil chaleureux, en particulier Iara, Valter et Fernando pour m'avoir accueillie dans leur bureau. Je remercie également Alain Boulanger pour son aide quand il y en avait besoin.

Je remercie toutes les personnes du laboratoire CIRAD Duclos pour leur accueil chaleureux, les nombreuses discussions et rires autour du café ou d'une coupe de champagne.... J'ai passé de très bons moments avec vous, merci. Je remercie en particulier pour leur soutien et leur compréhension, et pour tous les bons moments, Aurélie, Willy, Ludovic, Marion, Stéphanie, et surtout Amal, ma co-thésarde. Je remercie Céline pour son soutien, et son incroyable aide pour la relecture de ce manuscrit.

Je remercie toutes les autres personnes qui ont rendu cette période plus agréable et ont dû parfois supporter mes moments de stress, je pense en particulier à Sylvio et Aurore. A mes amis lointains qui ont toujours su m'accueillir lors des voyages transitoires et m'ont soutenue malgré la distance : merci à Charline, Olivia et Fanny. Je remercie également Cathy pour son écoute et son accueil chaleureux à Montpellier.

Et enfin je remercie mes parents, Marie et Claire pour leur soutien et leur présence infaillible à mes côtés.

## TABLE DES MATIERES

<b>RESUME.....</b>	<b>5</b>
<b>LISTE DES FIGURES .....</b>	<b>9</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX.....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>12</b>
<b>PARTIE I : PRESENTATION GENERALE DU MODELE ET DE LA REGION D'ETUDE ...</b>	<b>15</b>
<b>1. GENERALITES SUR A. VARIEGATUM ET A. HEBRAEUM .....</b>	<b>15</b>
1.1. Taxonomie et caractéristiques morphologiques.....	21
1.2. Aires de distribution d'A. <i>variegatum</i> et A. <i>hebraeum</i> .....	22
1.3. Cycle biologique.....	24
1.4. Fixation sur l'hôte et processus d'accouplement .....	25
1.5. Facteurs climatiques influençant la survie des tiques et maintien de la balance hydrique.....	27
1.6. Mécanismes de régulation des populations de tiques .....	29
1.7. Impact des deux espèces sur la santé animale et la santé publique.....	34
<b>2. PRESENTATION DE LA REGION D'ETUDE – L'AFRIQUE AUSTRALE.....</b>	<b>39</b>
2.1. Quelques généralités sur l'élevage des ruminants en Afrique australe .....	39
2.2. Présentation générale du Mozambique .....	42
2.3. Présentation générale du Zimbabwe .....	50
2.4. Synthèse.....	54
<b>PARTIE II : A. VARIEGATUM ET A. HEBRAEUM, DEUX ESPECES POTENTIELLEMENT COMPETITRICES.....</b>	<b>21</b>
<b>1. COMPETITION, COEXISTENCE ET PARAPATRIE .....</b>	<b>57</b>
1.1. Compétition interspécifique et intraspécifique .....	57
1.2. Compétition exclusive et coexistence des espèces .....	58
1.3. Déterminants des distributions parapatriques .....	59
1.4. Synthèse.....	61
<b>2. INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES ENTRE A. VARIEGATUM ET A. HEBRAEUM .....</b>	<b>62</b>
2.1. Degré de chevauchement des niches d'A. <i>variegatum</i> et A. <i>hebraeum</i> .....	62
2.2. Compétition et différence des traits d'histoire de vie d'A. <i>variegatum</i> et A. <i>hebraeum</i> .....	75
2.3. Potentiels mécanismes de compétition interspécifique entre A. <i>variegatum</i> et A. <i>hebraeum</i> .....	78

<b>3. SYNTHÈSE ET HYPOTHÈSES SUR LES DÉTERMINANTS DE LA PARAPATRIE ENTRE LES DEUX ESPÈCES.....</b>	<b>84</b>
--	-----------

<b>PARTIE III : ÉTUDE DES DÉTERMINANTS DE LA DISTRIBUTION PARAPATRIQUE D'A. VARIEGATUM ET A. HEBRAEUM EN AFRIQUE AUSTRALE.....</b>	<b>58</b>
--	-----------

<b>1. IDENTIFICATION DES DÉTERMINANTS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES DE LA DISTRIBUTION PARAPATRIQUE D'A. VARIEGATUM ET A. HEBRAEUM .....</b>	<b>89</b>
1.1. Synthèse générale de l'article .....	138
1.2. Distribution et dispersion des deux espèces à la zone de contact au Mozambique.....	139
<b>2. PROPOSITIONS DE PROTOCOLES POUR L'ÉTUDE DES INTERACTIONS ENTRE LES DEUX ESPÈCES ET AVEC LEUR ENVIRONNEMENT .....</b>	<b>152</b>
2.1. Expériences préliminaires pour la mise en place d'expériences sur l'étude de l'interaction entre les deux espèces .....	152
2.2. Mise au point de protocoles pour l'étude des interactions entre les deux espèces et leur environnement	166

<b>PARTIE IV : DESCRIPTION DES MÉCANISMES DE COMPÉTITION ET INDUCTION DE LA PARAPATRIE ENTRE A. VARIEGATUM ET A. HEBRAEUM.....</b>	<b>90</b>
--	-----------

<b>1. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....</b>	<b>171</b>
1.1. Conditions d'application des modèles .....	171
1.2. Le modèle logistique de Yoshimura & Clark (1994).....	171
1.3. Le modèle spatial en temps discret .....	172
<b>2. RÉSULTATS .....</b>	<b>177</b>
2.1. Résultats du modèle logistique .....	177
2.2. Résultats du modèle spatial .....	181
<b>3. DISCUSSION .....</b>	<b>187</b>

<b>DISCUSSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>171</b>
----------------------------------	------------

<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>193</b>
----------------------------	------------

<b>ANNEXES .....</b>	<b>211</b>
----------------------	------------

# RESUME

**Mots clés :** tiques, *A. variegatum*, *A. hebraeum*, distribution, parapatricie, compétition interspécifique, modèles de niche

La connaissance des facteurs qui influent sur les populations de tiques et en particulier sur leurs distributions est un préalable indispensable à l'étude des maladies qu'elles transmettent. Parmi eux, l'importance des facteurs biotiques et en particulier celle de la compétition interspécifique est peu connue et souvent négligée. L'objectif de ce travail était d'évaluer le rôle de la compétition interspécifique sur la distribution de deux espèces de tiques d'importance vétérinaire, *Amblyomma variegatum* et *A. hebraeum*. Alors que seule *A. variegatum* favorise la transmission de la dermatophilose, une maladie de peau débilante pour les ruminants, les deux espèces sont vectrices de la cowdriose, maladie due à une bactérie *Ehrlichia ruminantium* qui représente une contrainte économique majeure pour l'élevage. L'impact de l'espèce vectrice dans l'épidémiologie de la cowdriose (différences de souches circulantes, sévérité des cas,...) est inconnu bien qu'ayant potentiellement des conséquences en termes de surveillance (risque épidémiologique à l'introduction d'animaux) et de contrôle (développement de vaccin régional adapté aux souches circulantes) de la maladie. Ces deux espèces ont une distribution contiguë en Afrique australe avec peu de chevauchement (distribution parapatricie) suggérant une préférence environnementale différentielle ou une compétition exclusive entre elles. Une revue des données de la littérature a permis de mettre en évidence un chevauchement de leur niche trophique, climatique, et temporelle, et une interférence comportementale via la production de leurs phéromones. Les deux espèces pourraient donc rentrer en compétition directement par interférence communicative ou reproductive (hybridation stérile), ou indirectement via le partage de ressources, prédateurs ou pathogènes communs.

Le rôle des facteurs biotiques et abiotiques sur le maintien de la parapatricie de ces deux espèces a été analysé (i) d'une part par la comparaison de leur niche environnementale réalisée en Afrique australe, et aux deux zones de contact au Zimbabwe et Mozambique, par des méthodes d'ordination et de modèles de niche (Maxent) ; (ii) et d'autre part par l'étude de leurs distributions et de leurs interactions (distribution sur les hôtes, croisements hétérospécifiques) dans la zone de contact au Mozambique. Globalement les résultats montrent qu'en Afrique Sud-Est et au Zimbabwe les deux espèces occupent des niches environnementales distinctes, celle d'*A. hebraeum* incluant des zones plus chaudes et plus sèches que celle d'*A. variegatum*. Au contraire au Mozambique les deux niches se chevauchent considérablement. L'enquête de terrain dans cette zone montre que les deux espèces y sont moins souvent trouvées en sympatrie que les données prédites, suggérant une distribution en partie déterminée par des interactions biotiques. Dans les rares sites avec présence des deux espèces, *A. variegatum* et *A. hebraeum* partagent les mêmes sites de fixation sur les animaux et forment un pourcentage relativement élevé de couples hétérospécifiques. Ce pourcentage, bien que similaire entre

les femelles d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum*, semble impliquer des processus de discrimination spécifique propres aux deux espèces intervenant au niveau de l'agrégation, de la fixation et du contact des individus.

Nos résultats suggèrent l'existence d'une compétition exclusive entre les deux espèces, due à une compétition sexuelle pouvant être également associée à d'autres formes de compétition indirecte. La frontière parapatricque semble occuper une position stable le long d'un gradient environnemental au Zimbabwe mais pas au Mozambique. Les conditions entraînant la coexistence ou l'exclusion des deux espèces avec formation d'une frontière parapatricque sont discutées à l'aide de modèles théoriques de compétition. Lorsque la compétition sexuelle est incluse dans ces modèles, l'abondance relative des deux espèces est déterminée par leur fitness, variant avec les conditions environnementales et les effets compétitifs densité-dépendants, leur distribution historique, et leur dispersion. Ainsi, la survie de l'espèce initialement présente prévaut sur celle d'une espèce invasive possédant une fitness plus élevée lorsque le taux de dispersion de cette dernière reste inférieur à un certain seuil. Ces modèles suggèrent que la compétition sexuelle peut induire une distribution parapatricque, même en l'absence d'un gradient environnemental marqué, si les espèces sont initialement allopatriques et la dispersion est suffisamment faible. Ainsi la frontière parapatricque au Mozambique s'est stabilisée dans une zone à faible densité d'hôtes et de tiques, avec peu d'échanges d'animaux, et probablement avec une dispersion des tiques qui est restée inférieure à ce seuil d'invasion requis imposé par la compétition sexuelle. Une augmentation de la densité d'hôtes dans cette zone, comme c'est le cas depuis ces dernières années, pourrait entraîner un changement dans la distribution des deux espèces avec risque d'introduction, de diffusion ou de transmission de nouveaux pathogènes, ou de nouvelles souches d'*E. ruminantium*.



# ABSTRACT

**Keywords :** ticks, *Amblyomma variegatum*, *Amblyomma hebraeum*, spatial distribution, parapatry, interspecific competition, environmental niche modeling

Studying the factors that influence tick populations and their distributions is an essential prerequisite to understanding the dynamics of the diseases they transmit. The relative importance of biotic factors such as interspecific competition is not well known and often neglected. The objective of this study was to assess the influence of interspecific competition on the distribution of two tick species of veterinary importance, *Amblyomma variegatum* and *A. hebraeum*. Whereas only *A. variegatum* is known to favor dermatophilosis, a debilitating skin disease of ruminants, both species are good vectors of *Ehrlichia ruminantium*, the bacteria causing heartwater, a fatal disease of ruminants that presents a major constraint for livestock development in Africa. The impact of vector species in heartwater epidemiology (differences of circulating strains, severity of clinical cases...) is poorly known but may have important implications for surveillance (epidemiological risk of imported animals) and control (adapting regional vaccine programs to circulating strains) of the disease. These two ticks have abutting and marginally overlapping (i.e. parapatric) distributions in southern Africa, suggesting either differential environmental preferences or exclusive competition between the two species. A review of published data highlighted an important overlap of their trophic, climatic and seasonal niche, and existence of chemical behavior interference through pheromone production. Therefore, the two species might compete either directly by communicative or reproductive interference (sterile hybridization), or indirectly by sharing the same resources, predators or pathogens.

The role of biotic and abiotic factors in determining parapatry of these species was assessed by (i) comparing their realized environmental niche in southern Africa, and at contact zones in Zimbabwe and Mozambique, using ordination techniques and environmental niche modeling (Maxent); (ii) studying their distributions and their interactions (distribution on co-infested host, heterospecific mating) at the contact zone in Mozambique. Globally, the results indicated the two species occupied distinctly different environmental niches in southern Africa and at the contact zone in Zimbabwe, with the niche of *A. hebraeum* including both hotter and drier areas than that of *A. variegatum*. However, in Mozambique their niches overlapped considerably. Field studies within this zone showed that sympatry was observed less frequently than predicted by niche models, suggesting an importance of biotic interactions. At the rare sites where both species were present, *A. variegatum* and *A. hebraeum* were observed to share the same preference sites on hosts and formed a high percentage of heterospecific pairs. Though this cross-mating rate was not significantly different between *A. variegatum* and *A. hebraeum* females, our observations suggest different mechanism of species

discrimination involved for the two species acting at the aggregation, fixation and partner contact level.

Our results strongly suggest exclusive competition between these species may arise from sexual competition probably interacting with other indirect forms of competition. The parapatric boundary apparently occupies a stable location along an environmental gradient at the contact zone in Zimbabwe but not in Mozambique. Conditions inducing coexistence or exclusion of both species with the formation of parapatric distributions are discussed in relation to theoretical models of competition. When sexual competition is introduced in these models, the relative frequency of two species is determined by their endogenous fitness (a function of environmental conditions), density dependent effects of competitive interactions, historical distributions and dispersal rates: survival of the fittest prevails when the immigration rate of a fitter invading species remains lower than an invasion threshold. These models suggest sterile hybridization may preserve parapatric boundaries, even in the absence of strong environmental gradients when dispersal is sufficiently low and species were allopatric. The parapatric boundary in Mozambique appears to have stabilized at a zone where host and tick densities are low, animal exchanges are limited with tick dispersal apparently remaining lower than this invasion threshold imposed by the sexual competition. An increase of host densities in this area, as is the case these last years, could induce a shift in tick distributions with an increased risk of introduction, diffusion and transmission of new pathogens or new *E. ruminantium* strains.

## LISTE DES FIGURES

Figure 1: Mâle et femelle <i>A. hebraeum</i> .....	22
Figure 2: Photographie d' <i>A. hebraeum</i> .....	22
Figure 3: Photographie d' <i>A. variegatum</i> .....	22
Figure 4 : Distribution d' <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> en Afrique .....	23
Figure 5: Cycle de la tique <i>A. variegatum</i> .....	25
Figure 6: Densité de bovins en 2005 .....	40
Figure 7: Traitement acaricide des animaux par bain détiqueur, ou par pulvérisation dans un couloir de contention (corridor).....	42
Figure 8: Provinces administratives du Mozambique .....	43
Figure 9: Zones agro-écologiques au Mozambique .....	44
Figure 10: Répartition des bovins au Mozambique en 1975 et en 2011 .....	46
Figure 11: Evolution du nombre de bovins au Mozambique entre 1961 et 2012.....	47
Figure 12: Evolution du nombre de traitement acaricide donné par bovin par an entre 1940 et 2011 au Mozambique.....	48
Figure 13: Distribution d' <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> au Mozambique.....	49
Figure 14: Zones protégées au Mozambique.....	50
Figure 15: Répartition et description des zones agro-écologiques au Zimbabwe .....	51
Figure 16: Rendement en œufs et éclosabilité pour <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> selon la température et l'humidité relative .....	68
Figure 17: Durée moyenne des périodes de (A) préoviposition, (B) ponte et (C) d'incubation en fonction de la température.....	68
Figure 18: Succès de métamorphose larvaire en fonction de la température et de l'humidité relative..	70
Figure 19: Succès de la métamorphose nymphale en fonction des conditions de température et d'humidité relative. ....	70
Figure 20: Durée de la métamorphose larvaire et nymphale en fonction de la température. ....	70
Figure 21: Survie moyenne des larves, nymphes et adultes d' <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> pour différentes humidités et une température de 25°C .....	72
Figure 22: Survie moyenne des larves, nymphes et des adultes d' <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> sous différentes conditions de température et d'humidité relative.....	72
Figure 23: Survie des larves selon le temps d'immersion.....	73
Figure 24: Valeur de la prévalence minimale détectable par site (MPH95).....	140
Figure 25: Distribution des hôtes d' <i>Amblyomma</i> à la zone de contact au Mozambique : densité des bovins et répartition des zones naturelles protégées.....	143
Figure 26: Estimation de l'abondance des adultes d' <i>A. variegatum</i> .....	143

Figure 27: Estimation de l'abondance des adultes d' <i>A. hebraeum</i> .....	144
Figure 28: Nombre cumulé de bovins importés par district entre 2009 et 2012 .....	145
Figure 29: Mouvements d'exportation des bovins à partir du district de Govuro .....	146
Figure 30: Schéma expérimental de l'expérience proposée pour l'étude de l'attraction-agrégation- fixation et accouplement des femelles d' <i>A. variegatum</i> en présence des mâles d' <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> .....	156
Figure 31: Représentation du dispositif expérimental .....	160
Figure 32: Courbes isoclines de croissance nulle de l'espèce 1 et espèce 2 en fonction des coefficients de compétition sexuelle et du taux de croissance des deux espèces identique ( $\lambda_1=\lambda_2$ ).....	178
Figure 33: Courbes isoclines de croissance nulle de l'espèce 1 et espèce 2 en fonction des coefficients de compétition sexuelle et du ratio du taux de croissance des deux espèces .....	179
Figure 3: Courbes isoclines de zero croissance nulle de l'espèce 1 et espèce 2 en fonction des coefficients de compétition sexuelle des deux espèces et du coefficient de compétition pour les ressources ( $c$ ).....	180
Figure 35: Pattern moyen de distribution à l'équilibre de l'abondance de deux espèces initialement A/sympatrique ou B/allopatrique en fonction du coefficient de dispersion ( $\theta$ ) et du coefficient de compétition ( $c$ ) en considérant un coefficient de compétition sexuel $\beta_1=\beta_2=0.15$ .....	183
Figure 36: Pattern de distribution à l'équilibre de l'abondance de deux espèces initialement A/sympatrique ou B/allopatrique avec les paramètres similaires à la figure 4 mais en considérant un coefficient de compétition sexuel $\beta_1=\beta_2=0,1$ (série V1).....	184
Figure 37: Pattern de distribution à l'équilibre de l'abondance de deux espèces initialement A/sympatrique ou B/allopatrique avec les paramètres similaires à la figure 4 mais en considérant un coefficient de compétition sexuel $\beta_1= 0.15$ et $\beta_2= 0.1$ (série V1).....	184
Figure 38: Pattern de distribution à l'équilibre de l'abondance de deux espèces initialement A/sympatrique ou B/allopatrique avec les paramètres similaires à la figure 4 mais en considérant un gradient du taux de croissance de la série V2 (cf texte) .....	185
Figure 39: Variations du pattern d'abondance de deux espèces à l'équilibre suite à 4 simulations effectuées pour la même série de simulation.....	185

# LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Paramètres de vie d' <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> étudiés en fonction des conditions climatiques .....	65
Tableau 2: Conditions optimales et limites expérimentales pour <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> .....	74
Tableau 3: Provenance des animaux importés dans les zones d'élevage en cours de développement.	146
Tableau 4: Survie et capacité reproductive des mâles d' <i>A. variegatum</i> arrachés de cabris après 7 jours de fixation.....	157
Tableau 5: Fixation de mâles d' <i>A. hebraeum</i> (Mh) sur des animaux infestés soit uniquement par des mâles d' <i>A. variegatum</i> (Mv), soit par des mâles d' <i>A. variegatum</i> et d' <i>A. hebraeum</i> .....	162
Tableau 6: Fixation des mâles d' <i>A. hebraeum</i> (Mh) sur des animaux déjà infestés par des mâles de la même espèce.....	162
Tableau 7: Agrégation-fixation et formation de couples par des femelles d' <i>A. variegatum</i> et <i>A. hebraeum</i> mises en présence d'un veau infesté par les mâles des deux espèces.....	163
Tableau 8: Agrégation-fixation et formation de couples par des femelles d' <i>A. hebraeum</i> mises en présence d'un veau infesté par les mâles d' <i>A. hebraeum</i> uniquement .....	163
Tableau 9: Valeurs des paramètres utilisées pour les différentes séries de simulation .....	176
Tableau 10: Valeur minimale du taux de croissance des deux espèces en dessous de laquelle il n'y a pas de point d'équilibre de coexistence.....	178
Tableau 11: Valeur du ratio du taux de croissance des deux espèces ( $\lambda_1/\lambda_2$ ) au dessus de laquelle il y a exclusion de l'espèce B dans tous les sites, en fonction des valeurs du potentiel de croissance de l'espèce 1 ( $\lambda_1$ ), des coefficients de compétition interspécifiques (c) et de diffusion (p), pour une valeur de coefficient de compétition sexuel de 0,15. (série U) .....	181
Tableau 12: Largeur moyenne et quantiles associées de la zone de recouvrement des distributions des deux espèces (en %) des 100 simulations réalisées des séries V1 et V2, en fonction du pattern initial d'abondance, des paramètres de compétition pour les ressources (c), de compétition sexuelle ( $\beta$ ), de diffusion $\rho$ .....	186

## **SIGLES ET ABREVIATIONS**

AAAP: phéromones d'attraction, d'agrégation et de fixation

CaribVET: réseau de santé animale caribéen

CB-UEM: Center Biotechnologica- Universidade de Eduardo Mondlane

DINAP: National Directorate of Livestock (in Mozambique)

FAO: Food and Agricultural Organisation of the United Nations

IFAD: International Fund for Agricultural Development

ONG : organisation non gouvernementale

UEM: Universidade de Eduardo Mondlane

# **INTRODUCTION**





Les tiques sont vectrices de nombreux pathogènes responsables de maladies d'importance en santé publique (maladie de Lyme, fièvre de Crimée Congo, encéphalites à tiques) et vétérinaire (theileriose, cowdriose, anaplasmose, babésiose). En particulier, dans les pays tropicaux, elles représentent une contrainte majeure au développement de l'élevage, non seulement par les maladies qu'elles transmettent, mais aussi par leurs effets de spoliations, lésions, et surinfections. De Castro (1997) a estimé le coût global annuel associé aux tiques et maladies transmises entre 13.9 et 18.7 billions de dollars US en 1997. Le risque de maladies transmises par les tiques varie spatialement en fonction de la présence et l'abondance de l'espèce de tique vectrice, de leurs hôtes, de l'environnement et du climat. Comprendre les facteurs qui régissent la distribution des tiques est donc un préalable indispensable pour étudier les maladies qu'elles transmettent, prédire leurs distributions spatiales, et mettre en place des moyens appropriés de surveillance et de contrôle. De plus, dans un contexte de réchauffement climatique et de changements globaux, la distribution des espèces et des pathogènes que les tiques véhiculent est amenée à changer (Zell 2004). Les tiques passant la plus grande partie de leur vie dans l'environnement, au niveau du sol, sont particulièrement sensibles aux conditions climatiques (température et humidité) et au type de couvert végétal, et donc aux changements globaux. Ainsi, l'expansion d'*Ixodes ricinus* à des latitudes plus septentrionales en Scandinavie a été attribuée aux changements climatiques (Gray 2009 ; Léger *et al.* 2013). De plus, toute modification du paysage (fragmentation du paysage, déforestation ou reforestation) peut induire une modification de la structure des communautés des hôtes et donc une augmentation de l'abondance des tiques et/ou un changement du cycle épidémiologique des maladies qu'elles transmettent. C'est ce qui expliquerait en partie la recrudescence des cas ces 30 dernières années de la maladie de Lyme aux Etats-Unis ou des encéphalites à tiques en Europe (Randolph 2008a, Sumilo *et al.* 2008, Léger *et al.* 2013). Ainsi, comprendre les facteurs qui régissent la distribution actuelle des tiques permet aussi d'évaluer dans quelles mesures cette distribution risque de changer dans un futur proche et les conséquences associées en terme de santé publique et vétérinaire.

L'aire de distribution d'une espèce est l'expression complexe de son écologie et son histoire évolutive et est déterminée par plusieurs facteurs opérant à différentes intensités aux différentes échelles considérées (Soberon & Peterson 2005). Ces facteurs sont classiquement regroupés en trois classes : (i) les conditions abiotiques qui déterminent les limites physiologiques des espèces permettant leur établissement et survie ; (ii) les limites géographiques de dispersion des espèces déterminées par la capacité intrinsèque de dispersion des espèces, ou les barrières naturelles ; (iii) les facteurs biotiques, c'est-à-dire les interactions avec les autres espèces, positives (mutualisme) ou négatives (compétition, prédation, pathogènes) modifiant la capacité des espèces à maintenir leurs populations. Le rôle des interactions biotiques sur la distribution des espèces, considéré par certains comme ayant un effet négligeable à une échelle continentale et régionale (Pearson & Dawson 2003 ; Soberón 2007 ; Wiens 2011), est souvent peu connu. Lorsque la distribution des espèces est relativement stable dans le temps, l'influence des interactions biotiques sur la structure des

communautés est d'autant plus difficile à établir que ces interactions ont eu lieu majoritairement dans le passé. Leur impact ne devient le plus souvent visible que lors de changements importants environnementaux et/ou lors de modifications de la distribution des espèces.

Les tiques ne font pas exception et le rôle des interactions biotiques sur leurs distributions a globalement été peu étudié, et en particulier celui de la compétition interspécifique (mais voir Bull & Burzacott, 2001). Certains exemples de déplacements compétitifs observés suite à l'introduction d'une espèce de tique invasive ont été reportés (Ribeiro & Spielman 1986). Le cas plus connu est celui de *Rhipicephalus (Boophilus) decoloratus* et *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*. Alors que la tique *R. decoloratus* est l'espèce autochtone en Afrique, *R. microplus* aurait probablement été introduit depuis l'Asie sur le continent africain. Suite à une première introduction probablement à Madagascar, une expansion de cette tique a été constatée ces dernières années en Afrique australe (Tanzanie, Zambie, Swaziland et Afrique du Sud) (Wedderburn *et al.* 1991, Berkvens *et al.* 1998, Tønnesen *et al.* 2004, Lynen *et al.* 2007, Nyangiwe & Horak, 2007 ; Nyangiwe *et al.* 2013), et très récemment en Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire et Bénin) (Madder *et al.* 2007, 2011, 2012). S'en est suivi une diminution voire une disparition complète des populations de *R. decoloratus*. Alors que les processus de déplacements compétitifs ont un impact évident et visible à notre échelle de temps, il est cependant plus difficile de déterminer dans quelle mesure la compétition passée entre les différentes espèces de tiques a structuré leurs distributions actuelles. Les distributions parapatriques (contiguës avec petit chevauchement) observées actuellement entre deux espèces peuvent ainsi être stabilisées par une compétition entre les deux espèces (*sensu lato*, i.e. compétition pour les ressources, ou par interférence reproductive, ou effet différentiel de prédateurs ou pathogènes sur une des deux espèces) qui a pu induire par le passé un déplacement compétitif d'une des deux espèces. Cependant, elles peuvent également être dues à des préférences environnementales différentes entre les deux espèces (Bull, 1991).

*Amblyomma variegatum* est une tique d'importance économique majeure largement répandue en Afrique et dans la Caraïbe. Elle est responsable de la transmission de la cowdriose aux ruminants, une maladie nerveuse et mortelle représentant un frein majeur au développement de l'élevage (Allsopp 2010), et favorise la transmission de la dermatophilose, une maladie de peau débilitante (Martinez *et al.* 1992). Alors que son aire de répartition est large, elle est rarement retrouvée en présence d'autres tiques de ruminants du genre *Amblyomma* (Walker & Olwage 1987). Dans la corne de l'est de l'Afrique, elle laisse place à *A. lepidum* et *A. gemma* dans les zones plus sèches. A la limite méridionale de son aire de distribution, elle est remplacée en Angola par *A. pomposum* et au sud du Zimbabwe, Botswana et Mozambique par *A. hebraeum*. Le degré de superposition de la distribution d'*A. variegatum* avec celle de ces différentes espèces est peu connu et semble varier selon les espèces et les régions. Ainsi, *A. variegatum* semble être en parapatrie avec toutes les autres espèces du genre *Amblyomma* ayant pour hôte les grands ruminants et les facteurs expliquant cette distribution, climat ou compétition exclusive, ne sont pas identifiés.

La question de compétition entre tiques du genre *Amblyomma* se pose également dans le Nouveau Monde. La présence d'*A. variegatum* dans les Antilles représente une menace pour le continent Américain (Barré *et al.* 1987) avec un coût potentiel estimé en 1994 de 762 millions de dollars par an en cas d'introduction (Gersabeck 1994). En effet, les modèles de niche prédisent un environnement favorable dans tout l'archipel et également sur une grande partie du continent américain, allant du nord de l'Amérique du Sud jusqu'au sud des Etats-Unis en passant par l'Amérique centrale et le pourtour du golfe du Mexique, (Estrada-Peña *et al.* 2007). Bien qu'actuellement présente dans 8 îles entre Ste Lucie et St Maarten (CaribVET 2011), *A. variegatum* est susceptible de se disperser aux autres îles ou sur le continent américain par l'importation non contrôlée d'animaux infestés, ou par les mouvements migratoires du héron garde-bœuf (*Bulbucus ibis*) infestés par les immatures, comme cela a été observé par le passé. En effet, dans les années 1980, la tique s'est rapidement dispersée à 18 îles caribéennes de Barbade (limite sud) à Puerto Rico (limite nord) alors qu'elle n'était initialement présente que dans trois îles (Guadeloupe, Martinique, et Antigua) (Barré *et al.* 1987). Cette soudaine expansion a été attribuée à l'arrivée du héron garde-bœufs dans la zone (Uilenberg 1990, Corn *et al.* 1993). Depuis, deux programmes d'éradication mis en place entre 1994 et 2006 (Programme CAP dans les îles anglophones (Pegram *et al.* 1998), programme POSEIDOM dans les îles françaises (Barré *et al.* 1996)) ont permis de réduire son expansion à 8 îles, sans réussir à l'éradiquer complètement (Pegram *et al.* 2002, 2004 ; Anonymous 2004). Le risque d'introduction sur le continent américain est donc toujours présent. Même si l'environnement est favorable à sa survie, il est cependant difficile de prévoir dans quelles mesures les interactions biotiques vont permettre ou non l'installation d'*A. variegatum*. Cette dernière pourrait en effet être limitée par la présence d'autres *Amblyomma* comme *A. cajennense* (présent en Amérique du Sud et Centrale et dans la Caraïbes à Cuba, Jamaïque, et Trinidad), *A. maculatum* (présent dans la partie sud et centrale de l'Amérique du Nord et en Amérique Centrale au Vénézuëla et Colombie) et *A. americanum* (présent en Amérique du Nord et au nord de l'Amérique Centrale).

Dans le cadre de cette thèse, nous avons cherché à explorer l'influence de la compétition interspécifique entre *A. variegatum* avec les autres tiques du genre *Amblyomma* sur leurs distributions. Le couple *A. variegatum* et *A. hebraeum* en Afrique australe nous a paru un bon modèle d'étude pour explorer ces phénomènes de compétition pour les raisons suivantes : 1/ les populations d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* ne sont pas séparées par des barrières naturelles telles que des montagnes ou océans qui limiteraient la dispersion des deux espèces, 2/ la bio-écologie et la distribution de ces deux espèces sont connues, 3/ l'hypothèse d'une compétition exclusive entre les deux espèces a déjà été mentionnée par le passé, 4/ et ces deux espèces présentent un intérêt vétérinaire, étant toutes les deux vectrices de maladies.

Après une description générale des deux espèces et de la zone d'étude (Partie I), nous nous sommes ensuite intéressés aux mécanismes potentiels de compétition entre *A. variegatum* et

*A. hebraeum* à partir des données de la littérature sur la bio-écologie de ces deux espèces (Partie II). Nous avons ensuite étudié les déterminants de la distribution des deux espèces à leur zone de contact, en particulier à celle présente au Mozambique, où nous avons réalisé l'étude de terrain (Partie III). Les mécanismes de compétition conduisant à la parapatricie entre ces deux espèces sont discutés à l'aide de modèle de compétition (Partie IV). Dans la conclusion, nous avons discuté de l'application de ces résultats concernant l'évolution éventuelle de la distribution de ces deux espèces, et de manière plus générale les facteurs biotiques pouvant également régir la distribution des autres espèces de tiques de ruminants du genre *Amblyomma*.

**PARTIE I : PRESENTATION GENERALE DU MODELE ET  
DE LA REGION D'ETUDE**



## 1. GENERALITES SUR *A. VARIEGATUM* ET *A. HEBRAEUM*

### 1.1. Taxonomie et caractéristiques morphologiques

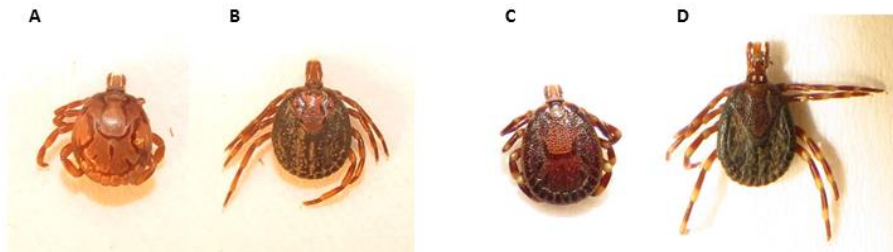
Les tiques sont des arthropodes de la classe des arachnides, appartenant à la sous-classe des acariens, ordre des Ixodida. *A. variegatum* et *A. hebraeum* appartiennent au sous-ordre des tiques dures, les Ixodidae, et à la famille des Amblyomidae. Morphologiquement, les tiques présentent un corps globuleux où l'on peut discerner deux parties, un capitulum ou gnathosoma, et le reste du corps ou idiosoma. Elles possèdent un rostre, qui assure la fixation sur l'hôte ; un organe chémorécepteur, appelé organe de Haller, situé au niveau du dernier article de la première paire de patte ; et leur corps est recouvert d'une cuticule souple permettant la dilatation de l'idiosoma des femelles lors du repas sanguin (Morel 1981).

Les tiques présentent trois stases évolutives successives, les larves, les nymphes et les adultes, séparées par des métamorphoses vraies. Les adultes d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* sont facilement reconnaissables par leurs grandes tailles et leurs couleurs. Elles présentent un dimorphisme sexuel visible sur le scutum. Celui du mâle recouvre toute la surface de l'idiosoma dont la taille (environ 7 mm) augmente peu après fixation sur l'hôte, la dilatation étant limitée par ce scutum dont la couleur des ornements permet une identification facile des tiques. Ainsi, le mâle d'*A. variegatum* présente un scutum jaune-orangé-rouge et sans émail au niveau des festons alors que celui d'*A. hebraeum* est vert-jaune avec de l'émail sur la majorité des festons (9 sur 11 festons) (Figure 1, 2C et 3C). Les femelles ont un scutum plus petit, de forme triangulaire, qui ne recouvre qu'une partie de leurs corps. Il est prolongé par un tégument dilatable lors du repas sanguin. La femelle passe d'environ 10 mm à jeun à 20-25 mm une fois gorgée, son poids pouvant atteindre jusqu'à 3,5-4g pour les femelles d'*A. variegatum* (Barré 1989 ; Stachurski 2000). Les femelles d'*A. hebraeum* sont légèrement plus petites, et leur poids maximal une fois gorgée atteint 2,5-3g (Norval 1974). Elles sont différenciables par la couleur de leur scutum : alors que celui des femelles d'*A. variegatum* est pâle avec quelques ornements, celui des femelles d'*A. hebraeum* apparaît doré (Figure 1 et 2C). Lorsqu'elles sont en phase de gorgement, les femelles d'*A. hebraeum*, ont une ligne rouge séparant les faces dorsale et ventrale de leurs corps alors que les femelles d'*A. variegatum* l'ont brun-vert (observations de Stachurski, 2000 au Burkina Faso et Cameroun) ou bleu-vert (observations personnelles des femelles sur le terrain au Mozambique) (Figure 2A et 3A). Les pattes des *Amblyomma* sont bicolores : marron et jaune-blanc pour *A. variegatum*, marron et orange pour *A. hebraeum*.

Les larves et nymphes ont une couleur terne, gris-noir quand elles sont gorgées et marron à jeun. Elles ont des morphologies similaires à celles des femelles, mise à part quelques différences (absence de pore génital pour tous les immatures, trois paires de pattes seulement et absence de

stigmates chez la larve). La larve mesure environ 0,5 mm à jeun et 2-3 mm après le repas sanguin. La nymphe mesure 1-2 mm à jeun et 5-6 mm après le repas sanguin (Stachurski 2000).

Ainsi, les adultes d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* ont-ils des morphologies bien distinctes ce qui permet leur diagnose réalisable directement sur les animaux infestés.



**Figure 1:** (A) Mâle et (B) femelle *A. hebraeum*, (C) mâle et (D) femelle *A. variegatum*. Individus maintenus dans de l'éthanol et ayant perdu un peu de la couleur d'origine.



**Figure 2:** Photographie d'*A. hebraeum*: (A) femelle gorgée, (B) couples d'*A. hebraeum* et (C) mâles et femelles en début de gorgement



**Figure 3:** Photographie d'*A. variegatum*: (A) et (B) femelles en gorgement, (C) mâle

## 1.2. Aires de distribution d'*A. variegatum* et *A. hebraeum*

*Amblyomma variegatum* a une répartition large en Afrique subsaharienne (Figure 4) : elle est présente dans tous les pays d'Afrique de l'ouest et centrale et dans une grande partie de l'Afrique de l'Est (Walker & Olwage, 1987). Sa limite méridionale se situe en Angola, Botswana, Zimbabwe et



Mozambique. Elle est également présente dans certaines îles de l'Océan Indien (Madagascar, Grande Comore, Maurice, Réunion), les îles du Cap Vert, et dans les îles des Antilles (de Ste Lucie à St Maarten) (Walker & Olwage, 1987, CaribVET 2011). *Amblyomma hebraeum* est présente dans la partie sud du continent Africain (Figure 4), en Afrique du Sud, Swaziland, Zimbabwe, Mozambique, et Botswana. La limite septentrionale de la distribution d'*A. hebraeum* au Botswana, Zimbabwe et Mozambique correspond à la limite méridionale de celle d'*A. variegatum*.

La distribution des deux espèces à la zone de contact a seulement été étudiée au Zimbabwe. Les deux espèces sont entrées en contact dans les années 1970, et depuis ont eu une distribution faiblement chevauchante (ou du moins jusqu'en 1996, date de la dernière enquête effectuée) (Peter *et al.* 1998). La distribution des deux espèces et son évolution sont décrites plus en détail dans le chapitre I.2.3.4. Au Botswana et Mozambique, la zone de contact entre les deux espèces n'a pas été étudiée spécifiquement. Au Botswana, une zone de réserve naturelle, non investiguée pour la présence des deux espèces, sépare la distribution connue des deux espèces (Paine 1982). On ignore donc si les deux populations sont séparées ou sont en contact dans cette zone de réserve. Au Mozambique, seules des données anciennes collectées entre 1940-1978 par Travassos Santos Dias sont disponibles dans la zone de contact (Travassos Santos Dias 1953, 1991, collection à l'Université vétérinaire Eduardo Mondlane), avec seulement une indication géographique large des données de présence des tiques, c'est-à-dire à l'échelle du district, avec une incertitude de 200-300 km. Ces données révèlent cependant la présence des deux espèces dans deux districts.

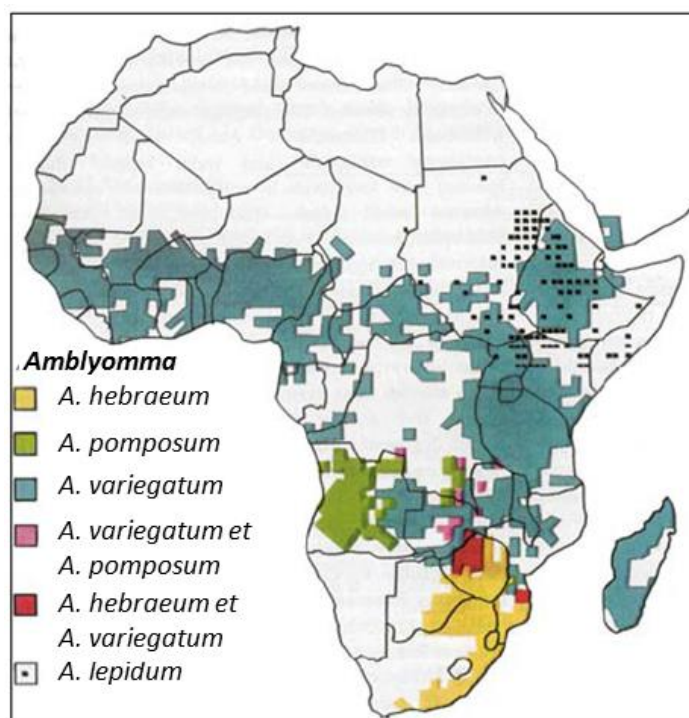


Figure 4 : Distribution d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* en Afrique (Coetzer *et al.* 1994)

### 1.3. Cycle biologique

*Amblyomma variegatum* et *A. hebraeum* sont des tiques à trois hôtes (cycle trixène), c'est-à-dire que la larve, la nymphe, et l'adulte réalise un repas unique sur trois hôtes différents. Une fois gorgée, la tique se détache et se laisse tomber dans l'environnement pour se métamorphoser ou pondre. L'ensemble du cycle d'*A. variegatum* est présenté dans la figure 5, celui d'*A. hebraeum* étant similaire. Une fois dans l'environnement, les tiques gorgées se mettent à la recherche d'un lieu propice à la ponte ou à la métamorphose. Ce doit être un site abrité comme par exemple une touffe d'herbe ou une anfractuosité dans le sol. Les distances parcourues sont semblent-ils très faibles allant de quelques centimètres à quelques mètres au maximum : en Guadeloupe, Barré (1989) avait observé un déplacement maximal de 2 m des femelles gorgées. Après la métamorphose ou la pupaison, il faut quelques jours aux tiques pour durcir, éliminer l'excédent d'eau et être sensibles aux stimuli qui les conduiront à se mettre en quête d'hôtes. Si les conditions climatiques sont défavorables, les tiques peuvent entrer dans une diapause comportementale attendant qu'elles redeviennent favorables pour se mettre à la recherche d'hôtes (Mwase *et al.* 1991, Stachurski 2000).

Dans le site qu'elle a choisi, la femelle commence à pondre, après une période de pré-oviposition d'au minimum 10 jours, lorsque les conditions environnementales sont favorables (Yonow 1995, Norval 1977). La ponte peut être retardée (diapause) lorsque les pluies sont trop espacées, l'humidité trop faible et la température au sol trop élevée, et elle ne reprendra que lorsque les conditions seront plus favorables (Pegram *et al.* 1988, Rechav 1982). La durée de la ponte (période d'oviposition) est en général de 30 à 50 jours, et varie selon la quantité d'œufs à pondre (qui dépend du poids de la femelle gorgée) (Norval 1977, Yonow 1995). Chaque femelle réalise une seule ponte et meurt ensuite.

L'incubation des œufs dure de 50 à 100 jours selon les conditions environnementales (Norval 1977, Pegram & Banda 1990), tous les œufs n'éclosant pas en même temps. Les œufs sont regroupés en amas, permettant à ceux placés au centre d'être mieux protégé. Le taux d'éclosion est le plus élevé lorsque les conditions sont les plus humides, c'est-à-dire lors de la saison des pluies (Norval 1977, Yonow 1995). Une fois que toutes les larves ont émergées, elles migrent par petits groupes en haut des herbes, en attente d'hôtes. Alors qu'en Guadeloupe les observations réalisées montrent que les larves d'*A. variegatum* restent en permanence en haut des herbes (Barré 1989), en Zambie et en Afrique du Sud les larves d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* réalisent des déplacements verticaux au cours de la journée, redescendant au niveau du sol lorsque le soleil est au plus haut (Rechav 1979, Pegram & Banda 1990). Lorsqu'un hôte potentiel touche l'amas de larves, celles-ci se fixent en grand nombre sur lui. Le niveau d'infestation des animaux d'une même zone peut donc être très variable (Stachurski 2000), dépendant du contact des animaux avec les différents groupes de larves. La durée du gorgement sur l'hôte est d'environ 7-8 jours (Barré 1989).

La métamorphose larvaire (de la larve à la nymphe) dure entre 30 et 60 jours en fonction des conditions (Norval 1977, Pegram & Banda 1990). Les nymphes non gorgées sont en attente au niveau du sol. Elles se mettent activement à la recherche d'hôtes après activation. Les nymphes sont probablement stimulées et attirées par le CO<sub>2</sub> émis par les hôtes (Norval *et al.* 1992a). Elles sont également attirées par les phéromones produites par les mâles. La durée du repas sanguin est de 6-7 jours (Norval 1974, Yonow 1995, Stachurski 2000).

La métamorphose nymphale (de la nymphe à l'adulte) dure entre 30 et 60 jours dans les conditions naturelles (Pegram & Banda 1990). Comme pour les nymphes, la recherche des hôtes est active (voir ci-dessous chap.I.1.4), les adultes étant stimulés par le CO<sub>2</sub> émis par les hôtes. La durée du repas dure 8-14 jours (Norval 1974, Yonow 1995, Stachurski 2000).

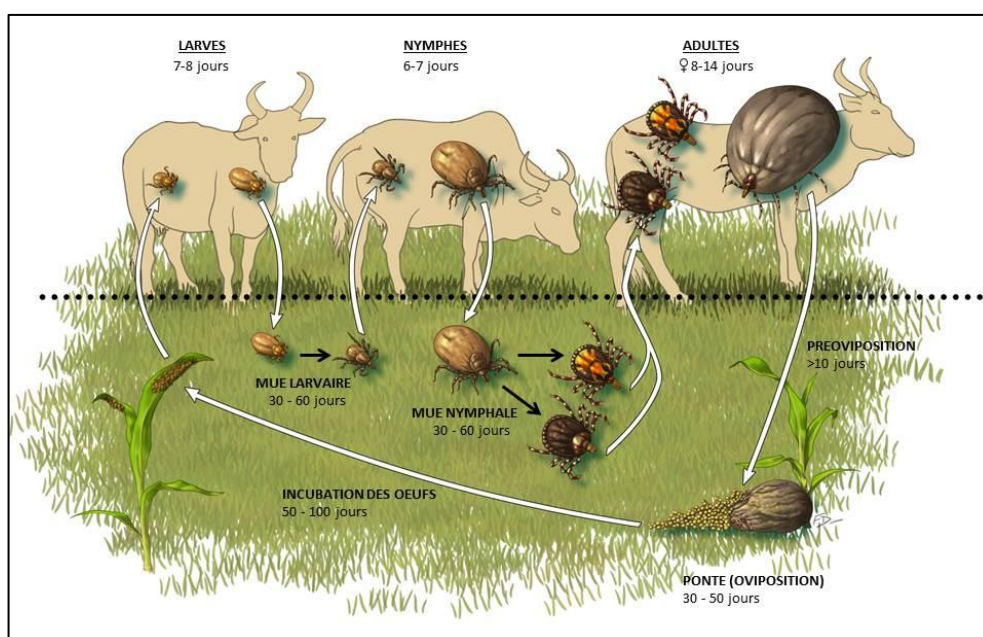


Figure 5: Cycle de la tique *A. variegatum*

#### 1.4. Fixation sur l'hôte et processus d'accouplement

L'accouplement d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* a lieu sur l'animal. Après quelques jours de fixation sur les hôtes (3-5 jours pour *A. variegatum*, 5-6 jours pour *A. hebraeum*), les mâles émettent des phéromones d'attraction-agrégation-attachement (phéromones AAP) (Rechav *et al.* 1977, Norval & Rechav 1979, Barré *et al.* 1997). Ces phéromones attirent les tiques à jeun : mâles, femelles, et à un moindre degré les nymphes (Norval *et al.* 1991a, 1992a). Sur le terrain, l'attraction des nymphes par les phéromones émises par les mâles est probablement négligeable étant donné que les périodes d'infestation naturelles des nymphes et des adultes se superposent très peu, et que les nymphes ont un spectre d'hôte plus large que les adultes (Stachurski 2000). A l'inverse, les femelles ne peuvent se

fixer sur les animaux en l'absence de mâles émetteurs de phéromones. Ces phéromones sont composées de différents constituants volatiles, ayant des rôles spécifiques sur :

- l'attraction longue distance : effet attractif vers l'hôte jusqu'à 4-5 mètres en moyenne et de 9-11 mètres au maximum (Barré 1989, Norval *et al.* 1989a) ;
- l'agrégation : attraction courte distance une fois que les individus sont présents sur les hôtes (Norval *et al.* 1992d).
- et la fixation des autres individus (Norval *et al.* 1991b).

Elles sont émises en continu par les mâles, avec une légère diminution de la quantité émise après l'accouplement avec les femelles (Rechav *et al.* 1977, Diehl *et al.* 1991). Au pâturage, les adultes d'*A. variegatum* et probablement les nymphes se fixent d'abord au niveau des onglons des animaux (Stachurski *et al.* 2010). Lorsque les animaux sont couchés, ils se détachent et atteignent les sites de prédilection, attirés par les mâles émetteurs de phéromones. Les mâles d'*A. hebraeum* auraient un comportement similaire (Stachurski, communication personnelle). Du fait de cette attraction entre les individus, les tiques ont une distribution agrégée, en amas ou « clusters » sur les zones infestées des animaux. Les mâles peuvent rester sur les animaux jusqu'à 6-8 mois (Barré 1989, Jordaan & Baker 1981) et s'accoupler avec plusieurs femelles. Barré (1989) constate que 80 jours après fixation, la moitié des mâles sont encore présents sur les animaux.

Ces phéromones sont donc essentielles au processus d'accouplement d'*A. variegatum* et *A. hebraeum*. Les femelles, attirées par les mâles émetteurs des phéromones, se fixent à côté de ces mâles : un contact physique (l'étreinte de la femelle par le mâle) est nécessaire pour la fixation des femelles (Norval *et al.* 1991b). L'accouplement se réalise après que la femelle a commencé son repas sanguin. Si nécessaire, le mâle peut se détacher afin de se positionner correctement par rapport à la femelle : les deux individus se positionnent à la verticale, entrelacés, les ventres collés l'un à l'autre. Après avoir localisé le pore génital de la femelle, le mâle insère ses pièces buccales dans le gonopore et commence à fabriquer un spermatophore. Il place ensuite ce spermatophore dans le vagin pour inséminer la femelle (Sonenshine 2006). Les mécanismes de reconnaissance du partenaire sexuel après la fixation de la femelle ne sont pas connus précisément chez *A. variegatum* et *A. hebraeum*. Les deux femelles émettent des phéromones sexuelles, qui ont probablement un rôle dans l'attraction des mâles sur de très faibles distances ou la reconnaissance par les mâles (Price *et al.* 1994). Ces processus de reconnaissance ont été mieux décrits chez *Dermacentor variabilis* (Sonenshine 2006). Pour cette espèce, ce sont les femelles qui attirent les mâles par l'émission de phéromones sexuelles : la portée de détection de ces phéromones est usuellement de 3 à 4 cm. Après le contact physique mâle-femelle, la reconnaissance du partenaire sexuel est réalisée par le mâle par la détection d'esters cholesteryl sur le corps de la femelle. Ces composants, incluant une phéromone sexuelle appelée « mounting sex pheromone (MSP) », stimulent le mâle pour attraper la femelle, et se positionner correctement afin de chercher le pore génital. Ces esters cholesteryl sont spécifiques et essentiels à la reconnaissance du

partenaire sexuel et à la continuation du processus d'accouplement. Cependant il a été montré que la discrimination des espèces à partir de ces phéromones est imparfaite et les mâles distinguent peu les espèces d'un même genre (mais il y a une bonne discrimination des espèces de genre différents). Une troisième phéromone (GSP « genital sex pheromone ») a été détectée chez *D. variabilis* localisée dans le pore génital de la femelle. Ces phéromones stimuleraient la formation du spermatophore par le mâle. Ce serait le dernier filtre pour la discrimination spécifique du partenaire sexuel entre *D. variabilis* et *D. andersoni* (Sonenshine 2006). Ainsi, bien que ce soit inconnu, il est possible qu'il existe également ce type de filtre après la fixation des femelles d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* auprès des mâles jouant un rôle essentiel dans la reconnaissance spécifique du partenaire sexuel.

### **1.5. Facteurs climatiques influençant la survie des tiques et maintien de la balance hydrique**

La survie dans l'environnement entre les repas sanguins représente la période la plus critique et la plus longue (90%) de la vie d'une tique. Sans compter le risque de prédation, les tiques sont soumises au risque de déshydratation et de perte d'énergie avant leur rencontre avec un hôte. Les tiques ont développé des capacités physiologiques et comportementales particulières afin de maintenir leur balance hydrique, de ralentir leur métabolisme et de limiter leurs périodes d'activités, leur permettant de survivre longtemps dans l'environnement (plusieurs mois pour *A. variegatum* et *A. hebraeum*). La sensibilité des tiques à la dessiccation et aux températures extrêmes est différente selon l'espèce, la stase, le sexe, l'âge et la condition physiologique.

#### *1.5.1. Maintien de la balance hydrique des tiques à jeun*

Dans une atmosphère non saturée, la concentration en eau est plus élevée dans la tique que dans l'air, et les tiques à jeun perdent progressivement de l'eau par transpiration (évaporation de l'eau à travers la cuticule). Cette perte en eau dépend de la température de l'air, du degré atmosphérique de saturation, des caractéristiques lipidiques de la cuticule, de la concentration de l'hémolymph et des autres fluides corporels, et de la capacité de la tique à contrôler les phénomènes respiratoires. Les tiques compensent la perte hydrique par absorption passive et active de vapeur d'eau atmosphérique, et pour certaines espèces par ingestion de molécules d'eau. L'humidité minimale à laquelle la balance hydrique est maintenue (les pertes en eau sont égales à la quantité d'eau absorbée) est appelée « critical equilibrium activity » (CEA). Lorsque l'humidité est inférieure à ce seuil, l'absorption de vapeur d'eau ne compense plus les pertes, et la tique meurt progressivement de dessiccation. Cette valeur seuil dépend notamment de la perméabilité tégumentaire et du seuil d'humidité à partir de

laquelle l'absorption active de vapeur d'eau commence. La CEA n'est cependant pas suffisant pour décrire l'humidité minimale requise dans un micro-habitat permettant la survie des différentes espèces de tiques, puisqu'en dessous de ce seuil, la tique peut survivre plus ou moins longtemps en fonction de la perméabilité de son tégument. De plus, le degré d'imperméabilité du tégument peut permettre de stabiliser la concentration de l'hémolymph face aux fluctuations de l'humidité ambiante. Ainsi, les tiques ayant un tégument très perméable se trouvent probablement dans des micro-habitats avec une humidité ambiante relativement stable. La sensibilité à la dessiccation varie également entre les stases : les œufs n'étant pas capables d'absorption active de vapeur d'eau sont les plus sensibles (Needham & Teel 1991, Sonenshine 1993).

La température affecte l'absorption passive d'eau et la transpiration de manière exponentielle. Ainsi les tiques exposées aux faibles températures ne sont pas affectées autant par une humidité atmosphérique faible car les échanges d'eau se réalisent à une vitesse réduite. Dans ces conditions, les tiques peuvent donc survivre plusieurs mois en maintenant un métabolisme réduit. Lorsque la température augmente, la transpiration augmente également. Cela peut être dû à l'augmentation de l'énergie cinétique de la tique, ou à une réorganisation des lipides du tégument, provoquant l'augmentation de la perméabilité membranaire. Ces effets peuvent être irréversibles et provoquer la mort de la tique (Needham & Teel 1991). Des variations trop importantes de la température pourraient également diminuer la survie des tiques (Dipeolu & Ogunji 1980, Herrmann & Gern 2013).

#### *1.5.2. Facteurs climatiques influençant la réalisation des métamorphoses, de la ponte et l'éclosion des œufs*

La métamorphose, la ponte ou l'éclosion des œufs sont des processus lents dont la durée dépend de la température principalement (Norval 1977, Yonow 1995). Les températures basses ralentissent ces processus de développement, et augmentent la mortalité. En dessous d'un certain seuil de température, ces processus ne se réalisent pas, et les tiques sont dans un état léthargique ou meurent. Pour réaliser un développement complet, les tiques ont besoin d'une certaine quantité de chaleur cumulée, somme des températures au-dessus d'un certain seuil estimée en « Degrés\*Jours ». La mue, la ponte et l'éclosion sont très sensibles aux conditions microclimatiques de température et d'humidité ambiante présente dans le site abrité où se sont réfugiées les tiques.

## 1.6. Mécanismes de régulation des populations de tiques

Les populations de tiques apparaissent soumises à d'important mécanismes de régulation : bien qu'elles produisent des milliers d'œufs, la taille de leur population apparaît relativement constante avec les années (Randolph 2008). Randolph (1994, 1997) et Tyre & Bull (2003) ont montré que cette régulation était densité-dépendante respectivement pour *Rhipicephalus appendiculatus* (tiques à un hôte) et *Aponomma hydrosauri* (tiques à trois hôtes). Une telle régulation peut être due à une mortalité densité-dépendante des tiques due à des prédateurs, des pathogènes, ou à une diminution des performances et fixation des tiques (pourcentage de tiques gorgées, poids des stases gorgées, pourcentage de mue, masse des œufs pondus, pourcentage d'éclosion des œufs) due à des facteurs liés à l'hôte (réactions immunitaires ou comportementales).

### 1.6.1. Régulation des populations de tiques : facteurs liés aux hôtes

Certaines races de bovins ou certains individus sont plus infestés par les tiques que d'autres. Lors d'une expérimentation, Riek (1962) a suivi l'infestation de bovins Shorthorn et de croisés Zébu x Shorthorn dans une prairie au préalable infestée par *R. microplus*. Le niveau d'infestation des croisés est resté faible durant les deux années d'expérience, atteignant un maximum de 100 tiques par moitié de bovin, alors que celui des Shorthorn était au moins 5 fois supérieur, le maximum n'ayant pas été atteint avant l'application d'un traitement acaricide. Ceci n'est qu'un exemple parmi d'autres révélant des processus de régulation du niveau maximal d'infestation des tiques liés à l'hôte. Le niveau d'infestation par animal peut être limité par une augmentation de la mortalité ou une diminution de la reproduction des tiques densité-dépendantes, liées i/ au développement d'une immunité protectrice par les hôtes, locale ou systémique contre les tiques, pouvant entraîner une diminution du taux de fixation des tiques ou de leurs performances ; ii/ à une augmentation du comportement d'arrachage des hôtes due à des réactions d'hypersensibilité locale ou à l'augmentation de tiques fixées sur des sites accessibles aux hôtes (saturation des autres sites de prédilection des tiques) ; ou iii/ à une augmentation du comportement d'évitement des tiques au pâturage.

Les relations hôtes-tiques établies depuis longtemps, comme toutes relations hôtes-parasites, ont impliquées une co-évolution des mécanismes de défense développés par l'hôte et la tique. Ainsi les hôtes ont développé une réponse immunitaire dirigée contre les tiques afin de limiter leur infestation. Les tiques, en retour, ont également développé des mécanismes pour détourner, diminuer ou échapper à la réponse immunitaire de l'hôte. Cette immunité est acquise par les hôtes dès les premiers contacts avec les tiques. Elle implique en général dans un premier temps une réaction immunitaire primaire avec recrutement des cellules circulantes du sang (neutrophiles, macrophages, cellules dendritiques...) au niveau du site de fixation de la tique, induisant des réactions inflammatoires et d'hypersensibilité,

et dans un deuxième temps une réaction immunitaire cellulaire et humorale. Cette réaction immunitaire peut i/ induire un afflux de fluides hydrophiles au site de fixation de la tique, forçant cette dernière à se gorger de ces fluides au lieu de sang ; ou ii/ causer des dommages physiques irréversibles aux tissus cellulaires et aux processus physiologiques de la tique (Sonenshine 1993). La réaction d'hypersensibilité locale peut entraîner, au niveau du site de fixation des tiques, des lésions histologiques importantes de la peau des bovins (épaississement, induration, nécrose) ce qui diminue la fixation et les capacités de gorgement des tiques, et augmente le comportement d'arrachage des tiques par l'hôte du fait de l'irritation (Riek 1962). Cependant, les mécanismes impliqués sont spécifiques de l'espèce de tiques et des hôtes.

En vue de développer des moyens de contrôle efficaces, l'acquisition de cette résistance par les animaux a été très étudiée avec *R. microplus*. Le nombre de femelles gorgées diminue fortement lors d'infestations successives. Un protocole a été mis en place pour évaluer la résistance des bovins à *R. microplus* : il consiste à les infester avec 20 000 larves puis à compter trois semaines plus tard le nombre de femelles gorgées présentes. Le gorgement de 1 000 femelles indique alors un niveau de résistance de 90% (Utech *et al.* 1978). Ainsi, le niveau de résistance des bovins à *R. microplus* est généralement très élevé : même les races dites sensibles ne permettent le gorgement que de 15% des larves infestantes, représentant un niveau de résistance de 85% (Utech *et al.* 1978). Hewetson (1972) a montré que cette résistance était transmissible, et un gène majeur de résistance à *R. microplus* a été identifié chez un taurin (Frisch 1999). De plus, Sutherst (1973) a démontré une augmentation de la mortalité des tiques sur l'hôte lorsque la densité en tiques augmentait. *Rhipicephalus microplus* pourrait donc être régulé par une mortalité densité-dépendante liée à la réponse immune développée par l'hôte.

Au contraire, une telle mortalité ou diminution des performances n'a pas été observée chez *A. variegatum* et *A. hebraeum* lors d'infestations successives. A la différence de *R. microplus*, tique monoxène, la résistance des hôtes aux infestations des tiques trixènes est évaluée en mesurant pour chaque stase le pourcentage de tiques fixées et gorgées, le poids au gorgement, le pourcentage de mue, le pourcentage de femelles pondeuses, le poids des œufs pondus, et le pourcentage d'éclosion. Lors d'infestations successives de bovins, de chèvres ou de moutons naïfs par des adultes et immatures d'*A. variegatum* ou *A. hebraeum*, les auteurs observent une diminution de ces performances dans les premières séries d'infestations de tiques, puis une stabilisation voire une ré-augmentation de ces performances à partir de la 3<sup>ème</sup> ou 4<sup>ème</sup> infestation pour *A. variegatum* et de la 10<sup>ème</sup> infestation pour *A. hebraeum* (Norval 1978, Norval *et al.* 1988a, Heller-Haupt 1987, Latif *et al.* 1988, Barré 1989, Rechav *et al.* 1989, Dossa *et al.* 1996). Lors d'infestations successives des animaux avec *A. variegatum* et *A. hebraeum*, Barré (1989) et Norval (1978, 1988a) observent une fluctuation importante de ces capacités au cours de l'année. Relevant une certaine corrélation des performances des tiques se nourrissant sur des animaux différents, ces auteurs supposent que ces fluctuations seraient liées à un effet environnemental, et non à des facteurs immunitaires. N'ayant pas établi de lien



direct avec la température ambiante, Norval (1978) pense en fait que ces fluctuations reflètent les fluctuations de la température corporelle des hôtes. Ces observations indiquent donc l'existence d'une réponse immune des hôtes dirigées vers les deux espèces *A. variegatum* et *A. hebraeum* après une primo-infestation, réponse diminuant seulement modérément les performances de ces deux tiques. Cependant Norval (1978, 1988a) observe que ces infestations induisent une sensibilité plus importante des lapins et des bovins à la fixation des tiques se manifestant par des réactions de léchage, provoquant l'arrachage d'une grande partie des tiques fixées. Stachurski (2000) observe également une sensibilité différente des bovins à l'infestation par les adultes *A. variegatum*, mais qui au contraire aurait tendance à diminuer lors d'infestations successives.

Barré (1989) a testé l'effet d'une augmentation de la densité des tiques *A. variegatum* sur leurs performances en réalisant deux infestations successives de cabris à trois niveaux de densités différentes des larves, nymphes ou adultes. Il n'a pas observé de différences majeures des performances des immatures. Il est cependant possible que le niveau d'infestation maximal testé ait été inférieur à celui entraînant effectivement une diminution des performances des tiques (le nombre maximal de larves installées - 430 - peut être considéré comme assez faible, alors que celui des nymphes était pourtant assez élevé avec 500 nymphes par cabri), ou que le nombre d'infestations successives était trop faible pour mettre en évidence un effet. Au contraire, il observe une diminution des performances des femelles (poids des femelles gorgées, pourcentage de femelles pondeuses, rendement i.e. poids des œufs pondus divisé par le poids des femelles) avec la densité lors de la seconde infestation. Cette diminution pourrait être liée à des modifications cutanées importantes au niveau du site de fixation des tiques. Les adultes d'*A. variegatum*, comme ceux d'*A. hebraeum*, sont en effet connus pour provoquer des lésions importantes. Barré (1989) a observé lors d'infestations naturelles des animaux par *A. variegatum* un changement successif des sites de fixation des adultes sur un même animal et relie cela à des modifications cutanées importantes (inflammation, induration, épaissement, nécrose). Il a ainsi observé une saturation de site avec un nombre de mâles compris entre 140 et 180 sur le fanon.

Ainsi, une régulation densité-dépendante de la mortalité ou de la reproduction des tiques pourrait exister lorsque les adultes sont présents à de très fortes densités. Ces phénomènes seraient surtout liés aux réactions d'hypersensibilité due à la salive de tiques, entraînant d'importantes modifications cutanées locales, qui empêcheraient la réinfestation immédiate par d'autres tiques, et augmenteraient le comportement de toilettage de l'hôte, bien que ce dernier point ne soit pas certain. On peut imaginer que cette régulation a lieu à partir d'un certain seuil de la densité locale (sur le site de fixation) des tiques, seuil non déterminé et pouvant être très élevé. Ce seuil est peut-être rarement atteint sur le terrain, et notamment parce que les animaux sont le plus souvent traités régulièrement contre les tiques. Il n'est donc pas évident de déterminer dans quelles mesures ces phénomènes peuvent réguler les populations naturelles de tiques.

Comme une grande majorité des parasites, les tiques *A. variegatum* et *A. hebraeum* ont une distribution agrégée sur les hôtes : de manière générale, il est considéré que 80% des parasites se retrouvent sur 20% des hôtes (Shaw *et al.* 1998). A l'échelle des populations d'hôtes, l'agrégation des adultes liée à l'attraction par les phéromones émises par les mâles, ou à l'attractivité de certains hôtes par rapport aux autres (qui pourrait être liée à la taille de l'hôte, ou aux odeurs, hormones, etc.), pourrait jouer un rôle déterminant dans la régulation de ces populations. Les adultes seraient attirés préférentiellement sur des animaux saturés en tiques, induisant une mortalité importante de celles-ci en lien avec la diminution de leur fixation (lésions cutanées, comportement de toilettage du bovin), ou bien de leur reproduction.

Plus qu'une régulation par les réactions immunitaires de l'hôte, Norval (1992) et Stachurski (2000) considèrent que la différence d'infestation par les adultes d'*A. variegatum* ou *A. hebraeum* observée entre individus d'un même troupeau (Stachurski 2000) ou de races (Norval 1992) sont liés à des différences comportementales. Les observations montrent que les animaux les moins infestés sont ceux situés à l'avant du troupeau, se couchant le moins, et se déplaçant le plus (Stachurski 2000). D'autre part, les animaux sont capables d'éviter les touffes d'herbes sur lesquelles les larves de tiques attendent le passage des hôtes (Stachurski 2000). Ces comportements seraient acquis au cours de la vie de l'animal et pourraient être plus importants lorsque la densité des tiques est plus élevée dans l'environnement.

#### *1.6.2. Régulation des populations de tiques : effet de la prédation et des pathogènes*

La prédation ou la présence d'un pathogène pourraient intervenir dans la régulation des populations de tiques. Cependant, trop peu d'informations existent en général sur les prédateurs et les pathogènes de tiques pour déterminer précisément leur influence.

Lorsque les tiques sont dans l'environnement, la prédation est probablement très importante, mais difficilement mesurable. Une cinquantaine d'espèces d'oiseaux a été reportée se nourrir de tiques, mais seulement quelques-unes auraient un impact important sur les populations de tiques. C'est le cas notamment des pique-bœufs (*Buphagus*) et quelques sturnidés (rufipennes) qui se nourrissent des tiques sur les hôtes, ou les poules, pintades et autre galliformes (Petney *et al.* 1987, Barré *et al.* 1991, Petney & Kok 1993, Dreyer *et al.* 1997, Samish *et al.* 1999). Les hérons garde-bœufs (*Bulbucus ibis*), souvent associés au bétail, en consomment quant à eux très peu (Barré *et al.* 1991, Petney & Kok, 1993). Les autres prédateurs cités sont les fourmis, araignées, scarabées, souris, lézards, criquets, crapauds et mangoustes capturant les stases libres, la liste n'étant pas exhaustive (Petney *et al.* 1987, Barré *et al.* 1991, Mwangi *et al.* 1991, Sutherst *et al.* 2000, Samish & Alekseev 2001). Toutes ces espèces sont des prédateurs non spécifiques des tiques et leur importance varie selon la zone géographique, le type d'habitat et la période de l'année (Samish & Alekseev 2001). Les fourmis sont

en particulier suspectées de diminuer l'abondance des tiques lorsque la densité de ces premières sont élevées (Petney *et al.* 1987) : les observations expérimentales montrent une survie plus élevée des tiques *A. americanum* (œufs, larves et femelles gorgées) dans des terrains traités avec de l'insecticide que dans ceux non traités ; et la densité d'*A. americanum* a été trouvée négativement corrélée à celle des fourmis (Harris & Burns 1972, Burns & Melancon 1977). La prédation serait surtout importante sur les stases gorgées des tiques (Barré *et al.* 1991, Samish & Alekseev 2001) et varierait en fonction du milieu (plus forte prédation en milieu à herbes rases) (Barré *et al.* 1991, Sutherst 2000). Mwangi *et al.* (1991) ont évalué l'effet de la prédation sur des femelles gorgées de *R. appendiculatus* lâchées dans des conditions naturelles au Kenya tous les mois durant un an et demi. Les tiques ont été mises dans différents types de contenants pour séparer les effets liés aux petits prédateurs et aux autres : la mortalité due à la prédation était importante tout le long de l'année et variait entre 20 et 60% ; celle liée aux petits prédateurs comme les fourmis ou araignées était en moyenne responsable de 7 % variant entre 0 à 30% selon les mois. En Guadeloupe, Barré *et al.* (1991) a trouvé un taux de prédation par les fourmis de 9% (0-35%) en moyenne sur toutes les stases gorgées d'*A. variegatum*, et un effet négligeable sur les stases à jeun. L'effet de la prédation est cependant hautement variable spatialement à quelques mètres près, et peut donc être difficilement prévisible (Stachurski *et al.* 2010).

L'importance des pathogènes pour les populations naturelles de tiques est encore moins connue. Il existe quelques études et essais expérimentaux révélant la sensibilité d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* à certains pathogènes, mais la prévalence et l'impact de ces pathogènes sur les populations naturelles sont inconnus.

De nombreuses bactéries sont retrouvées dans les tiques, mais la plupart ne sont pas considérées comme pathogènes pour les tiques. *Bacillus thuringiensis* serait cependant pathogène pour de nombreuses espèces, et notamment pour *A. hebraeum* (Petney *et al.* 1987). Dans le nord-ouest Transvaal, en Afrique du Sud, 30% des femelles d'*A. hebraeum* ont été trouvées infectées en mai et juin (Fiedler 1969 lu dans Petney *et al.* 1987).

Vingt espèces de champignons ont été trouvées associées à des tiques dans les conditions naturelles (Samish *et al.* 1999). Leur prévalence varie en fonction de la zone géographique, de la saison et de l'espèce de tiques : en Europe du nord, entre 6 et 32% d'*Ixodes ricinus* ont été trouvés infectés par des champignons selon la saison (Kalsbeek *et al.* 1995), alors qu'au Brésil seulement 0,15% d'*A. cajennense* l'était (D'Alessandro *et al.* 2012). Les adultes, et en particulier les femelles gorgées seraient les plus infectés. Expérimentalement, *Beauveria bassiana* et *Metarhizium anisopliae*, testés comme potentiels agents de contrôle biologique, ont induit 37% de mortalité des adultes d'*A. variegatum*, et une diminution de la fécondité et de l'éclosion des œufs (Kaaya *et al.* 1996). Mais la prévalence de ces champignons dans les populations naturelles d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* est inconnue.

Les nématodes de la famille des Heterorhabditidés et Steinernematidés sont des parasites obligatoires d'insectes, et peuvent également infester les tiques. Expérimentalement, *A. variegatum* est résistant à 17 souches des nématodes *Steinernema carpocapsæ* et *Heterorhabditis bacteriophora* (Mauléon *et al.* 1993, Kaaya *et al.* 2000).

Les parasitoïdes du genre *Ixodiphagus* sont des parasites de tiques, le plus répandu étant *I. hookeri*. La majorité des espèces sont généralistes et infectent un grand nombre d'espèces de tiques, surtout les larves et les nymphes. Mwangi *et al.* 1994 reportent 50% de nymphes d'*A. variegatum* infectées au Kenya dans la zone Trans-Mara. Au contraire, en Afrique du Sud, aucun parasitoïde n'a été trouvé chez *A. hebraeum* (Petney *et al.* 1987).

Il est possible que l'ensemble de ces processus (régulation due à des facteurs liés à l'hôte, à la prédation ou à un pathogène) agisse sur la taille des populations de tiques, l'intensité des phénomènes variant d'un site à l'autre. De plus, un autre effet peut également être pris en compte, celui des traitements acaricides. Les éleveurs traitent en effet soit régulièrement, soit lorsque la densité de tiques est trop élevée. Ces traitements acaricides contribuent de fait à la régulation des populations de tiques.

## **1.7. Impact des deux espèces sur la santé animale et la santé publique**

Les pertes économiques liées aux tiques sont diverses. Il y a des pertes directes dues à l'infestation elle-même, et les pertes liées aux maladies transmises. *Amblyomma variegatum* et *A. hebraeum* font partie de ces espèces ayant un impact majeur sur la productivité. Elles sont également vectrices de quelques pathogènes humains dont l'importance épidémiologique n'est pas toujours bien établi.

### *1.7.1. Importance vétérinaire - pertes directes*

Les adultes d'*A. variegatum* ou d'*A. hebraeum* peuvent provoquer des lésions importantes au niveau du site de fixation, avec la formation d'abcès, ou l'induction d'une induration ou nécrose des tissus. Il arrive fréquemment que ces lésions se surinfectent ou soient colonisées par des myiases. Lorsqu'elles sont situées au niveau de la mamelle, elles peuvent provoquer la perte d'un ou plusieurs quartiers avec perte de la production laitière et donc une diminution de l'apport nutritionnel pour le veau. Lorsque la perte de la mamelle est trop importante, le veau peut mourir du manque de lait. Dans des élevages traditionnels avec peu de revenus où les animaux ne sont pas régulièrement traités contre les tiques, de telles lésions peuvent être fréquemment observées. Dans le sud du Mozambique où

*A. hebraeum* est prépondérante, seuls deux tiers des vaches avaient une mamelle intacte (Asselbergs & Lopes-Pereira 1990). Les veaux de ces vaches avaient un taux de mortalité de 18% alors que ceux des vaches n'ayant qu'un ou deux quartiers intacts présentaient respectivement des taux de mortalité de 86% et 44%. Chez les petits ruminants, l'infestation des adultes et des nymphes au niveau des onglons est responsable d'abcès induisant des boiteries, une perte de la condition générale des animaux et, si l'infection se répand, une septicémie, pneumonie et mort (Arnold & Travassos 1983, MacIvor & Horak 1987). En 1978 une étude réalisée dans une ferme contenant environ 300 moutons et 600 chèvres située dans le sud du Mozambique a montré que près d'un animal sur cinq avait des abcès sur pieds, cette proportion étant plus élevée chez les jeunes animaux (Arnold & Travassos 1983).

Une infestation massive par les tiques *Amblyomma* peut également altérer la croissance des animaux : il a été calculé une perte d'environ 50 g de poids vif par femelle d'*A. variegatum* (Pegram & Oosterwijk 1990, Stachurski *et al.* 1993), et de 10 g de poids vif par femelles d'*A. hebraeum* (Norval *et al.* 1989a). Le retard de croissance dû aux *Amblyomma* ne semble pas être ultérieurement comblé par une croissance compensatrice (Norval *et al.* 1989b, Stachurski *et al.* 1993). Seules les tiques adultes seraient responsables de cette diminution de croissance.

#### 1.7.2. Deux espèces vectrices de pathogènes

##### La cowdriose, une maladie vectorisée par *A. variegatum* et *A. hebraeum*

La cowdriose est une maladie des ruminants domestiques et sauvages, causée par une bactérie intracellulaire, *Ehrlichia ruminantium*. Elle est transmise de façon transtadiale (c'est-à-dire que seuls les nymphes et les adultes sont infestants) par plusieurs tiques du genre *Amblyomma* dont *A. variegatum* et *A. hebraeum*. Elle est présente dans toute l'Afrique subsaharienne à l'exception des zones désertiques et de la forêt équatoriale, sa distribution se superposant à celle de ses vecteurs. Elle est également retrouvée dans les îles autour du continent africain comme Madagascar, Zanzibar, la Réunion, Maurice, les Comores et Sao Tomé. Dans la Caraïbe, elle n'a été détectée jusqu'à présent qu'en Guadeloupe, Marie-Galante et Antigua.

La cowdriose est considérée comme une des maladies vectorielles les plus importantes dans les tropiques, avec la theileriose et la trypanosomose. Elle représente en particulier un obstacle au développement de l'élevage via l'amélioration génétique des performances des races locales par l'importation de races exotiques ou même d'animaux provenant de zones sans cowdriose qui sont très sensibles à cette maladie. En effet, cette maladie cause une mortalité importante chez les animaux en provenance de zones non endémiques (jusqu'à 80% de mortalité). Dans les formes suraiguës, les animaux meurent en quelques heures, ne présentant qu'une forte hyperthermie. Dans les formes évolutives sur plusieurs jours, d'autres symptômes apparaissent, essentiellement nerveux

(tremblements, opisthothonos) mais aussi pulmonaires et digestifs. A l'autopsie, les animaux présentent généralement une accumulation de liquides dans les cavités corporelles, hydrothorax, ascites ou hydropéricarde, ce qui lui a donné son nom en anglais « heartwater ». Généralement en zone d'enzootie, la maladie passe inaperçue chez les bovins nés et élevés dans la zone, avec une mortalité assez faible. Au Zimbabwe, une mortalité de 1 à 2% a été notée chez les bovins dans les régions infestées par *A. hebraeum* (Norval *et al.* 1994). Les bovins acquièrent une immunité protectrice, dès leur plus jeune âge, qui est ensuite entretenue régulièrement. Les veaux, rapidement infestés par une grande quantité de tiques vectrices, contractent généralement la cowdriose lorsqu'ils sont encore protégés, soit par une tolérance de quelques jours ou quelques semaines liée au jeune âge (Camus *et al.* 1996), soit par l'immunité passive d'origine maternelle (Deem *et al.* 1996). Si la plupart des bovins ont pu ainsi développer une immunité protectrice lorsqu'ils étaient encore protégés, ils sont en situation de « stabilité enzootique » avec peu de cas cliniques.

Les petits ruminants développent généralement plus de symptômes cliniques que les bovins. Au Burkina Faso, Stachurski (2000) note une mortalité liée à la cowdriose de 20 à 30% des moutons âgés de moins de un an au moment du pic d'infestation par les nymphes. Il l'explique par l'absence d'immunité acquise d'une partie des agneaux, nés durant la période d'activité des adultes. Le niveau d'infestation des agneaux par les adultes (en moyenne un mâle par brebis) serait en effet trop faible pour permettre la transmission de la cowdriose à la plupart des animaux nés durant cette période. Au contraire des bovins nés dans la même zone, les petits ruminants seraient en situation enzootique instable. Cependant cette situation varie probablement selon les régions, en fonction de la saisonnalité des différentes stases et du niveau d'infestation des animaux.

Les animaux infectés survivants développent une immunité protectrice à médiation cellulaire qui dure probablement plus de deux ans. Ils constituent des porteurs asymptomatiques et constituent la source principale d'infection des tiques : expérimentalement, des bovins ont pu transmettre la bactérie à des tiques jusqu'à 8 mois  $\frac{1}{2}$  après rémission, et des chèvres jusqu'à 11 mois (Camus *et al.* 1996). Cette transmission était intermittente, ce qui indique une rickettsiémie inconstante ou constante mais avec des fluctuations de la quantité de bactérie dans le sang circulant. Le taux d'infection chez les tiques varie selon les régions, et est généralement trouvé entre 10 et 20% chez les adultes (entre 1,6 et 15,1% en Gambie (Faburay *et al.* 2007), entre 8,9 et 15,6% au Bénin (Farougou *et al.* 2012) entre 7 et 19% dans la Caraïbe (Molia *et al.* 2008), 11,2% au Zimbabwe (Peter *et al.* 1999), 28,4% au Cameroun (Esemu *et al.* 2013)).

*Ehrlichia ruminantium* présente une diversité génétique et antigénique importante, avec une protection croisée entre souches pouvant être totale, partielle ou absente. Cette diversité peut-être importante même localement : au Burkina Faso, jusqu'à une dizaine de souches différentes a été retrouvée dans une région de quelques dizaines de km<sup>2</sup> (Adakal *et al.* 2010). Elle représente donc une limite à l'utilisation de vaccins inactivés sur le terrain, dont l'efficacité peut être réduite avec des souches hétérologues (Adakal *et al.* 2010). Les gènes traceurs polymorphes étudiés actuellement pour

la caractérisation des souches ne permettent cependant pas de prédire l'existence ou l'absence de protection croisée entre les souches, et d'autres études sont nécessaires pour identifier les gènes polymorphes protecteurs.

*Amblyomma variegatum* et *A. hebraeum* sont tous les deux d'excellents vecteurs d'*E. ruminantium*. Il a souvent été dit que les cas de cowdriose étaient plus sévères et fréquents dans les zones où sévit *A. hebraeum*, et qu'*A. hebraeum* serait meilleur vecteur qu'*A. variegatum* (Asselbergs *et al.* 1993, Norval *et al.* 1994, Bekker *et al.* 2001). Cette affirmation serait essentiellement fondée sur des observations faites au Zimbabwe et au Mozambique où les deux espèces sont présentes. Au Mozambique, une enquête a révélé une séroprévalence des bovins et des caprins plus élevée dans le sud où est présent *A. hebraeum* que dans le nord où est présent *A. variegatum* (Asselbergs *et al.* 1993). D'autres éléments que l'espèce vectrice présente pourraient expliquer cette différence comme par exemple une différence du niveau d'abondance des deux espèces (dans ces régions le niveau d'infestation des animaux par les adultes d'*A. variegatum* est généralement plus faible que ceux par *A. hebraeum* (Pegram, communication personnelle)), ou de la densité d'hôtes, ou de la race des animaux domestiques. Néanmoins ces observations posent la question de l'existence ou non d'une différence de capacité vectorielle entre les deux espèces, et ses conséquences épidémiologiques. Expérimentalement, il a été montré une différence d'infection des deux espèces selon la souche d'*E. ruminantium* (Mahan *et al.* 1995): alors qu'*A. hebraeum* a été capable de s'infecter avec les 4 souches étudiées (Crystal Springs du Zimbabwe, Gardel de Guadeloupe, Ball 3 d'Afrique du Sud, et Nigeria du Nigeria), *A. variegatum* ne l'a été qu'avec les deux souches provenant des zones où *A. variegatum* est le vecteur principal de la cowdriose, les souches Gardel et Nigeria. Cette étude a également montré que le niveau d'infection des tiques varie selon la souche. Dans cette étude, la transmission des souches par les deux espèces n'a pas été étudiée, et serait nécessaire pour établir qu'*A. hebraeum* est un vecteur compétent pour ces différentes souches. Cette étude indique néanmoins une potentielle différence de compétence vectorielle des deux vecteurs selon les souches d'*E. ruminantium*, ce qui peut avoir des conséquences sur l'épidémiologie de la maladie : selon la souche et l'espèce vectrice présente, il peut y avoir une variation du taux d'infection des tiques, du niveau de transmission ou du pouvoir pathogène de la souche.

#### La dermatophilose, maladie cutanée favorisée par la présence d'*A. variegatum*

La dermatophilose est une maladie infectieuse contagieuse caractérisée par une dermatite exsudative et non prurigineuse, causée par un actinomycète, *Dermatophilus congolensis*. Cette bactérie est ubiquiste et la maladie est présente dans le monde entier. Elle passe souvent inaperçue, sauf dans les zones tropicales et subtropicales où la tique *A. variegatum* est présente. En effet, les adultes d'*A. variegatum* favorisent le développement des lésions de dermatophilose via probablement l'action immunosuppressive de leur salive (Martinez *et al.* 1992, Lloyd & Walker 1993 ). L'effet des

adultes est systémique, et explique le développement des lésions sur le dos de l'animal alors que les tiques se fixent principalement sur les parties déclives (Lloyd & Walker 1993). Il n'a pas été observé une relation équivalente avec les autres espèces d'*Amblyomma*, incluant *A. hebraeum*. Ainsi, au Zimbabwe, alors qu'*A. hebraeum* est présent dans une grande partie du pays, Norval (1986) ne reporte la présence de la dermatophilose que dans la petite zone où est présente *A. variegatum*.

Dans les zones nouvellement infestées par *A. variegatum*, cette maladie peut représenter un problème majeur pour les éleveurs. Elle peut même décimer des élevages entiers : l'introduction de la tique à Nevis en 1977 (île de la Caraïbe) a été suivie par une mortalité (mort naturelle ou abattage) de 75% du cheptel bovin due à la dermatophilose (Hadrill & Walker 1994). Dans les régions où elle est endémique, son impact n'est pas nul et dépend de la sensibilité des races locales. L'incidence mesurée dans les élevages traditionnels et chez les races locales variait entre 1% à Madagascar et 10-15% au nord du Nigéria (Martinez *et al.* 1992). Bien que la mortalité soit faible chez les races locales, cette maladie peut induire une perte de poids importante, une diminution de la production de lait et de la reproduction, et réduire la valeur du cuir. Des surinfections bactériennes ou parasitaires des lésions sont fréquentes et aggravent la maladie.

#### Autres pathogènes transmis par *A. variegatum* et *A. hebraeum*

Les deux espèces sont également vectrices d'autres pathogènes dont l'importance économique est faible comme la theilériose à *Theileria mutans* des bovins (Jongejan & Uilenberg 2004). Récemment, il a été démontré expérimentalement qu'*A. hebraeum* peut s'infecter par le virus de la dermatose nodulaire contagieuse, et le virus a ensuite été retrouvé dans ses glandes salivaires (Lubinga *et al.* 2013). Cette maladie, présente en Afrique subsaharienne, induit une perte de poids des animaux, une diminution importante de la production laitière et de la fertilité, et est caractérisée notamment par la présence de nodules sur les animaux. La voie de transmission majoritaire serait par transport mécanique par des insectes, bien que le vecteur principal n'ait pas été identifié. Il a été suggéré que ce soit des moustiques (*Culex mirificens* ou *Aedes matronus*), stomoxes (*Stomoxys calcitrans*), ou autres mouches (*Biomyia fasciata*) (Lefèvre & Gourreau 2010). L'étude de Luninga *et al.* (2013) suggère que les tiques, notamment *A. hebraeum* pourraient également jouer un rôle dans la transmission mécanique de ce virus.

Les deux espèces sont vectrices de *Rickettsia africae* (Parola *et al.* 2001, 2005). Cette bactérie est retrouvée en Afrique et dans les Antilles, et provoque une fièvre bénigne chez l'homme avec formation d'escarres multiples, et passe souvent inaperçue.

De nombreux arbovirus ont été isolés chez ces espèces, mais le rôle exact de ces tiques dans le cycle écologique de ces virus et/ou l'épidémiologie de ces maladies sont généralement peu connus. Les virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, Dugbe, Jos, Bhanja, le virus de la fièvre jaune sont des virus pathogènes pour l'homme et ont été isolés chez des *A. variegatum* dans les pays au nord de l'équateur notamment en République Centre Afrique, Nigeria, Uganda, et Sénégal (Hoogstraal



1973, Hoogstraal 1979). En Afrique du Sud, une enquête de séroprévalence chez des bovins révèle une distribution du virus Dugbe uniquement dans la zone de distribution d'*A. hebraeum* (Burt *et al.* 1996). De plus amples études sont nécessaires mais *A. hebraeum* pourrait également être vecteur de ce virus. Ces virus sont de manière générale peu recherchés dans les pays africains du fait d'une faible incidence des cas humains et d'un diagnostic différentiel difficile du fait d'une pathologie peu spécifique.

## **2. PRESENTATION DE LA REGION D'ETUDE – L'AFRIQUE AUSTRALE**

Les facteurs anthropiques jouent un rôle prépondérant dans l'écologie des tiques du bétail, et influencent notamment leur distribution et leur abondance. Dans ce chapitre, nous présenterons brièvement le contexte de l'élevage bovin (hôte principal des tiques adultes) en Afrique australe, et l'historique des méthodes de la lutte qui ont été mis en place contre les tiques. Puis nous présenterons le contexte historique et l'évolution de l'élevage dans les deux pays où les populations d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* sont en contact, le Zimbabwe et le Mozambique, ainsi que les données disponibles sur la distribution de ces deux espèces dans ces deux pays.

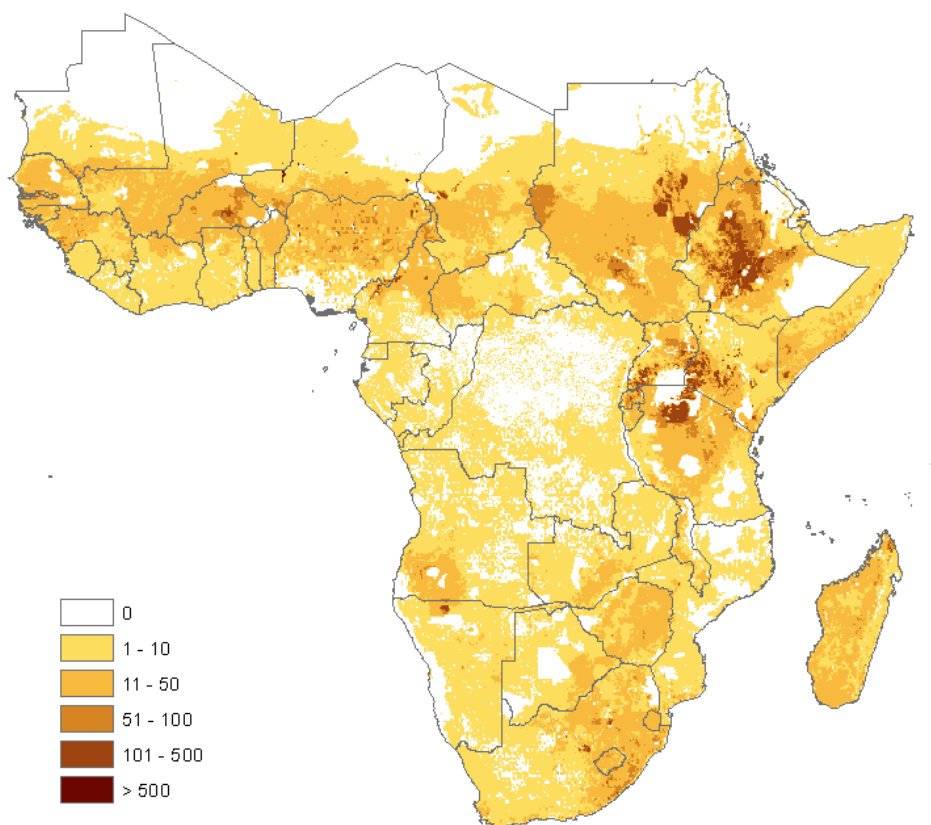
### **2.1. Quelques généralités sur l'élevage des ruminants en Afrique australe**

#### *2.1.1. Systèmes d'élevage de ruminants en Afrique australe*

L'élevage en Afrique subsaharienne peut-être classé en deux catégories, l'élevage traditionnel (système pastoral, agropastoral et mixte) et non traditionnel (ranch et laitier) (Otte & Chilonda 2002). Le système d'élevage, incluant la proportion de bovins, caprins ou ovins élevés, les races des animaux, leur densité, la pression de maladies, la productivité individuelle, sont déterminés par les avantages procurés dans chaque zone agro-écologique. Cinq grandes zones agro-écologiques ont été définies en Afrique (Winrock International 1992, lu dans Otte & Chilonda 2002) : aride, semi-aride, sub-humide, humide et montagneux. En Afrique sub-saharienne, plus de la moitié des ruminants sont élevés dans les zones arides et semi-arides, peu favorable à la production agricole. La densité des bovins diminue des zones semi-arides vers les zones humides (Figure 6). Cela coïncide avec l'augmentation de la population humaine, et des zones de cultures, qui exerce une pression sur la disponibilité des pâturages. De plus les zones humides sont également les zones à trypanosomose, qui représente une contrainte majeure à l'élevage. En Afrique de l'est et australe, la distribution des bovins est inversement liée à celle des mouches tsetse, vecteurs de la trypanosomose.

Le plus souvent, le système traditionnel d'élevage est un système mixte d'élevage et de production agricole. Les éleveurs possèdent des animaux pour diverses raisons : consommation de viande ou de lait, capital financier, transport (eau, bois, etc.), aide pour la production agricole en termes de labour et source de fumier, ou bien raisons sociales (statut social, rituels). En particulier, les bovins représentent un atout à la production agricole, permettant une augmentation de la productivité des cultures par hectare. La taille des troupeaux varie selon les régions, mais est généralement faible entre 15 et 50 bovins, et 5 à 30 petits ruminants en moyenne (Otte & Chilonda 2002). Généralement, les bovins pâturent dans des zones communales, et se déplacent sur des courtes distances en fonction de la disponibilité de l'herbe. Durant la saison sèche, ils peuvent être amenés à parcourir jusqu'à 10 ou 14 km par jour à la recherche de pâturages et d'eau (Tavirimirwa *et al.* 2013, observation personnelles au Mozambique). La nuit, ils sont gardés dans des corrals (enclos de nuit). Dans certaines zones agricoles, les fermiers possèdent seulement quelques bovins pour les aider pour les cultures et les laissent pâture au bord des champs et des routes. La production est souvent limitée par une qualité de nourriture assez pauvre.

Les systèmes de ranch sont généralement des entreprises commerciales, avec un élevage extensif d'animaux vendus pour leur viande et leur cuir. Ils sont caractérisés par de larges zones de pâtures clôturées, avec des moyens mis en place pour fournir de l'eau aux animaux.



**Figure 6: Densité de bovins (nombre de bovin/km<sup>2</sup>) en 2005 (Wint & Robinson 2007)**

### 2.1.2. Lutte contre les tiques et historique

En Afrique australe et orientale, le contrôle des tiques et des maladies qu'elles transmettent est réalisé par l'application régulière d'une formulation acaricide au moyen d'un bain détiqueur (Figure 7A) ou d'un pulvérisateur (Figure 7B). La stratégie de contrôle des tiques a changé ces dernières années, passant d'un contrôle intensif qui fut réalisé pendant une grande partie du XX<sup>ème</sup> siècle, à un contrôle plus stratégique.

Au début du XX<sup>ème</sup> siècle, les colons européens installés en Afrique australe ont vu leur cheptel, constitués d'animaux importés, décimé par l'East Cost Fever (ECF, theilériose à *Theileria parva*). La relation entre cette maladie et la tique *Rhipicephalus appendiculatus* fut vite établie. Suite au succès de l'éradication de la tique *R. microplus* aux Etats-Unis par l'utilisation de bains détiqueurs arsenicaux, une approche similaire fut mise en place en Afrique australe et orientale. Des bains détiqueurs furent construits en grand nombre, destinés au traitement régulier des animaux des petits éleveurs, les fermes commerciales possédant leurs propres installations. Des traitements réguliers intensifs des animaux, financés par les gouvernements, furent appliqués toutes les semaines. Ces mesures, associées à un contrôle strict des mouvements d'animaux et un respect des périodes de quarantaine, ont permis l'éradication de l'ECF en Afrique du Sud, Swaziland et Zimbabwe dans les années 1950. Elles ont été maintenues jusque dans les années 1980-90, mais suite à la raréfaction des crédits gouvernementaux, à l'observation de la perte de stabilité enzootique des bovins vis-à-vis des autres maladies transmises par les tiques (babésiose, anaplasmose, cowdriose), et des coûts trop élevés, cette approche fut remise en question (Norval *et al.* 1992c). Cette perte de stabilité enzootique des animaux a été constatée au Zimbabwe, lors de l'arrêt de traitement des tiques pendant la guerre civile : près d'un million de tête de bétail est mort de maladies transmises par les tiques entre 1974 et 1979 (Norval *et al.* 1992c). D'autres stratégies de traitement ont alors été conseillées. Une stratégie est de traiter les animaux assez régulièrement pendant la saison des pluies, période d'activités des adultes, enfin d'abaisser leur niveau d'infestation ; et le reste de l'année de ne traiter les animaux que si l'infestation se révèle importante. D'autres choisissent de ne traiter les animaux que lorsque l'infestation par les tiques est trop élevée, ou lorsqu'elle dépasse un certain seuil. La fréquence des traitements varie selon les régions, et les moyens disponibles. Beaucoup de bains détiqueurs sont devenus non opérationnels à cause du coût d'entretien et du manque d'eau disponible. Ainsi au Mozambique, beaucoup sont laissés à l'abandon. A la place, le gouvernement mets en place des couloirs de contention (corridors en bois) permettant de traiter les animaux par pulvérisation.

Différentes familles de produits acaricides, présentées comme de moins à moins toxiques pour le bétail ou l'environnement, et donnant des résidus moins persistants ont été successivement utilisées. Par le passé des préparations à base d'anhydride arsénieux, d'organochlorés, d'organophosphorés et de carbamates ont été utilisées. Actuellement, ce sont les pyréthrinoïdes de synthèse et l'amitraz qui sont majoritairement utilisés. Des souches résistantes aux produits acaricides sont apparues, surtout chez

les espèces à un hôte, comme *R. microplus*. Actuellement, il n'a pas été mis en évidence des problèmes de résistance d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* aux pyréthrinoïdes de synthèse et à l'amitraze (Barré 1997, Mekonnen *et al.* 2002).

Les acaricides sont le plus souvent appliqués sous forme de formulation aqueuse, au moyen de bains détiqeurs (Figure 7A) ou de pulvérisateurs portatifs (Figure 7B). Les bains détiqeurs se sont avérés efficaces à condition que la dilution du produit ait été respectée. L'efficacité des traitements par pulvérisateurs est plus dépendant de leur utilisation, toutes les parties du corps de l'animal n'étant pas forcément traitées. D'autres formulations existent. Parmi elles, les plus utilisées sont les pour-on, c'est-à-dire à application topique dorsale : l'acaricide est répandu sur la ligne du dos des animaux et diffuse sur toutes les parties du corps. L'application de ces produits est simplifiée, mais leur coût est plus élevé, et ils sont donc plus rarement utilisés.



**Figure 7: Traitement acaricide des animaux par (A) bain détiqueur, ou (B) par pulvérisation dans un couloir de contention (corridor)**

## **2.2. Présentation générale du Mozambique**

### *2.2.1. Divisions administratives*

Le Mozambique est divisé administrativement en 11 provinces (Figure 8) :

- les provinces du sud : Maputo city, Maputo, Gaza et Inhambane
- les provinces centrales : Manica, Sofala, Tete et Zambezia
- les provinces du nord : Niassa, Nampula, Cabo Delgado.

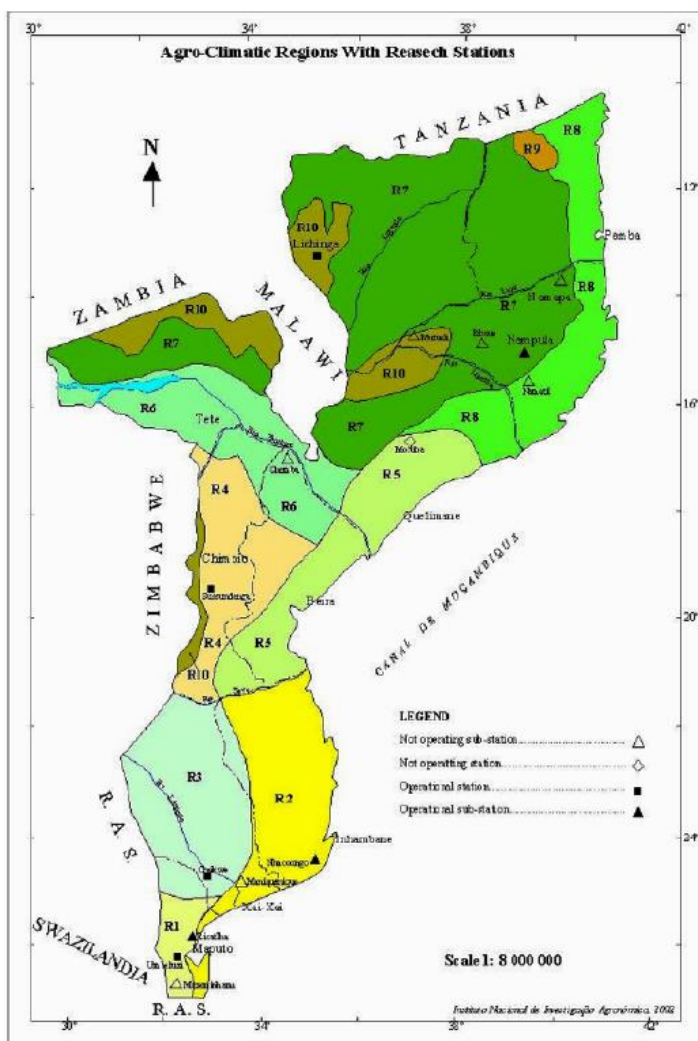
Nous utiliserons par la suite les qualificatifs sud, central, nord en fonction de cette division. Ces provinces sont elles-mêmes divisées en districts.



**Figure 8: Provinces administratives du Mozambique**

### *2.2.2. Relief et climat*

Le Mozambique s'étire sur 2 500 km, le long de la plaine littorale bordant le canal du Mozambique. Les plaines côtières, représentant 44% du territoire, forment un paysage de dunes et de lagunes. À l'ouest, des plateaux s'étagent entre 200 et 600 m, suivis, par un second palier, entre 600 et 1 000 m. Sur les frontières sud-africaine et zimbabwéenne, ils prennent un aspect montagneux et dépassent 1 000 m (mont Binga, dans le massif de Chimanimani, 2 436 m, point culminant du pays). Ces plateaux sont situés à la frontière avec le Zimbabwe (plateau de Chimoio), de la Zambie (plateau de Marávia), et du Malawi (plateaux d'Angonia, et Lichinga), et dans le territoire intérieur au nord (dans la province de Niassa). Le pays est parcouru par de nombreux cours d'eau (plus de 80 rivières) issus des plateaux de l'ouest, dont les deux grands fleuves, le Zambèze et le Limpopo, et la rivière Save qui marque la limite entre les provinces du sud (provinces de Maputo, Gaza et Inhambane), et les provinces centrales (provinces de Manica, Sofala, Tete, et Zambezia) et du nord (provinces de Nampula, Niassa et Cabo Delgado) (Figure 8). La vallée du Zambèze fait partie de la vallée du Rift. Ces ressources en eau offrent un potentiel important d'irrigation et hydroélectrique au pays. Cependant le pays subit régulièrement de sévères inondations, et notamment dans les zones de culture, comme en 2000-2001.



Zones Agroécologiques	Altitude	pluviométrie annuelle	Système d'élevage
<b>R1</b> - Maputo et Sud de Gaza	<200 m	400-700 mm	zone traditionnelle d'élevage de bovins et caprins avec grandes surfaces de pâtures
<b>R2</b> - Littoral au sud de la rivière Save	<200 m	600-800 mm	densités de population humaine élevées, problèmes de disponibilité de pâtures
<b>R3</b> - Zone centre et nord de Gaza, et ouest d'Inhambane	100-500 m	400-600 mm	faible densité de population humaine, élevages de petite à moyenne taille de bovins et caprins
<b>R4</b> - Zone de moyenne altitude des provinces centrales	200-1000 m	1000-1200 mm	densité de population humaine de modérée à élevée, zone non traditionnelle d'élevage à cause de la présence des tse-tse, bovins tenus principalement par des fermiers riches
<b>R5</b> - Zone de faible altitude de Sofala et Zambezia	<200 m	1000-1400 mm	production commerciale d'élevage bovin, en particulier buffles d'eau
<b>R6</b> - Zone semi-aride de la vallée de Zambeze et sud de Tete	200-500 m	500-800 mm	peu d'élevage de bovins, surtout élevage de caprins, porcs et volailles
<b>R7</b> - Zone de moyenne altitude de Zambezia, Nampula, Tete, Niassa, et Cabo Delgado	200-1000 m	1000-1400 mm	production commerciale élevage de bovin
<b>R8</b> - Littoral de Zambézia, Nampula et Cabo Delgado	< 200 m	800-1200 mm	principalement volailles et caprins
<b>R9</b> - Intérieur des terres dans le nord de Cabo Delago (plateau Mueda)	500-1000 m	1000-1200 mm	principalement volailles et caprins
<b>R10</b> - Zone d'altitude de Zambezia, Niassa, Angonia, et Manica	>1000 m	> 1200 mm	nombreux petits élevages bovins et porcins dans la région d'Angonia (province de Tete)

Figure 9: Zones agro-écologiques au Mozambique (source: Instituto Nacional de Investigação Agronómica)

Grâce aux influences conjuguées de la mousson de l'été austral venue du nord-est et du courant chaud du Mozambique, le pays connaît un climat de type tropical avec une saison des pluies de novembre à mars, et une saison sèche d'avril à octobre. Les températures sont comprises entre 15 et 20°C en juin-juillet, et entre 26 et 31°C entre novembre et mars. Les précipitations sont plus fortes, et le climat plus chaud et humide dans le nord-est, la plaine costale au sud, et sur les hauteurs. L'intérieur des terres au sud et la partie ouest de la vallée du Zambèze ont un climat assez sec, étant même considéré comme semi-aride pour le premier, recevant 300 à 600 mm d'eau par an. La chaleur est extrême dans la vallée du Zambèze, tandis qu'au sud des montées d'air polaire peuvent abaisser la température en hiver. Dix zones agro-écologiques ont été définies au Mozambique, leur caractéristiques et répartition géographique sont présentées dans la figure 9.

### *2.2.3. Elevage des ruminants*

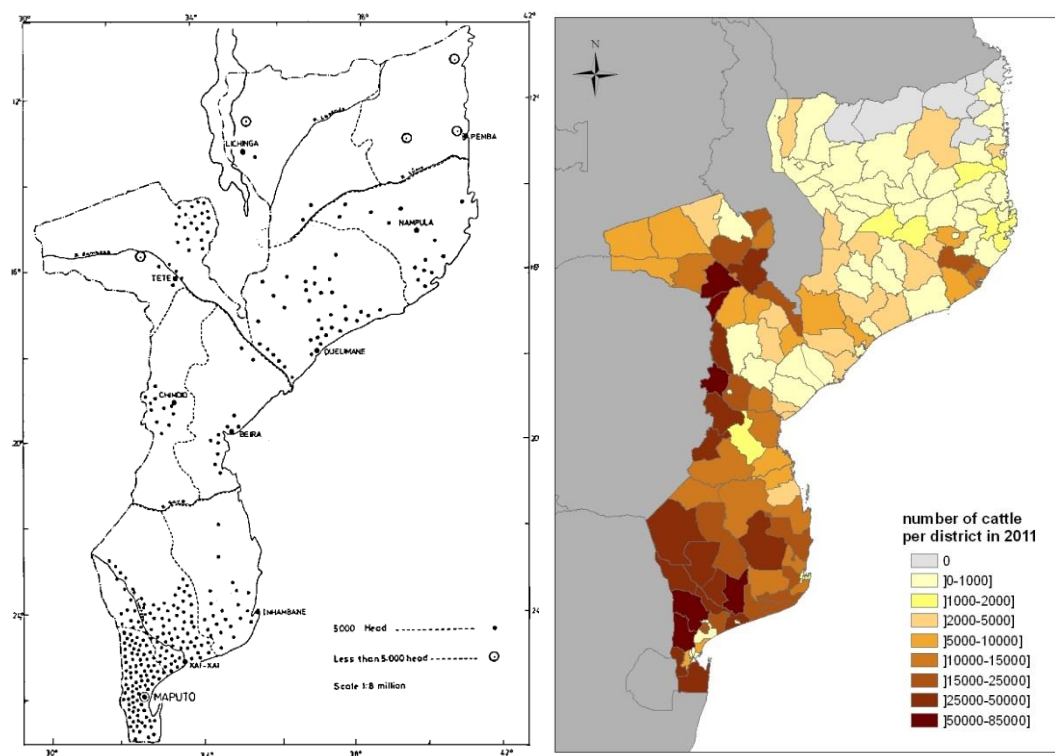
L'économie du pays repose essentiellement sur l'agriculture avec un actif sur cinq travaillant dans ce secteur. Les systèmes de production d'élevage sont divisés en secteur familial, et en secteur privé. Le secteur familial représente des fermes de poly-élevage et de polyculture, où les fermiers possèdent des bovins pour des raisons de prestige social, de capital financier, de consommation familiale ou agricoles (traction). Ces élevages peuvent être divisés en deux types, ceux dont l'élevage de bovin est une source de revenus, avec commercialisation des bovins ; et ceux possédant des bovins comme aide pour le labour des champs, et le transport de matériaux et d'eau, et prestige social. La taille moyenne des troupeaux est plus élevée dans les petits élevages commerciaux entre 20 et 50 bovins, alors qu'elle est inférieure à 10 bovins pour le second type. Le secteur privé fournit de la viande pour le marché national, et élève généralement des races exotiques croisés à différents degrés avec des races locales. Il se divise en deux : les grandes fermes commerciales, où l'élevage bovin n'est qu'un complément d'activité, et les petites à moyennes fermes où l'élevage de bovins représentent leur principale activité. En général, ces fermes s'étendent sur des grandes surfaces cloisonnées, et suffisamment fournies en eau. En 2011, le secteur familial tenait 85,5% des bovins (CAP 2011). Lors du recensement agricole effectué en 2009-2010, les exploitations ont été classées selon le nombre de bovin qu'elles possédaient : 89% des exploitations possédaient moins de 10 bovins, 10,7% entre 10 et 100 bovins et 0,3% plus de 100 bovins.

La taille total du cheptel bovin a toujours été relativement faible, et un des plus faible en Afrique (Dionisio 1986). Ceci s'explique par la présence des mouches tsetse sur la partie centrale et nord du territoire (au nord de la rivière Save), la présence importante de forêt représentant des zones non pâturables par les bovins, et l'absence de tradition de possession de bovins par une majorité de la population. Actuellement le cheptel comprend 1,7 millions de tête de bétail, ce qui est légèrement supérieur à la production connue pendant la période coloniale 1960-1974 (au maximum 1,4 millions de bovins) (FAOstats). Pour comparaison le Zimbabwe ayant une surface deux fois plus petite possède



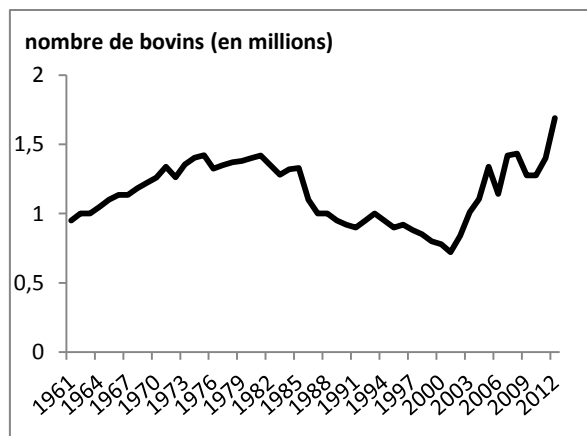
3 à 4 fois plus de bovins (Dionisio 1986, FAOstats). La majorité de la population bovine est concentrée dans les zones libres de trypanosomoses au sud, surtout dans les provinces de Maputo et Gaza. Le reste de la population se répartit dans les provinces centrales autour de Chimoio, Beira, Quelimane et Tete, dans les zones traditionnelles d'élevage (Figure 10). La répartition des bovins a en effet globalement peu changé entre la période coloniale et maintenant (Figure 10). Au sein des districts, les bovins se répartissent en fonction des points d'eau et des pâtures disponibles, avec parfois une surconcentration de la population dans ces points stratégiques.

Suite à la guerre civile (1975-1992) et une sécheresse prolongée en 1978, la population bovine diminua de 80% et passa de 1,4 millions en 1974 à 240 000 en 1993 (Figure 11), dont 83% appartenant au secteur familial. A la fin de la guerre, de nombreux réfugiés dans les pays voisins revinrent avec leurs animaux au Mozambique. Des programmes de repeuplement du cheptel bovin ont été mis en place à partir de 1995. Dans les premiers temps, les animaux venaient d'Afrique du Sud et du Zimbabwe (importations de 50 000 bovins), et visaient à reconstituer le cheptel bovin du Mozambique dans les zones traditionnelles d'élevage. Et à partir des années 2005, ce sont surtout des animaux élevés dans la province de Tete et Gaza qui ont été introduits dans un grand nombre de districts, afin de développer l'élevage pour aider la production agricole et lutter ainsi contre la pauvreté.



**Figure 10: Répartition des bovins au Mozambique, à gauche en 1975 (source: Dionisio 1986), à droite en 2011 (DINAP)**





**Figure 11: Evolution du nombre de bovins au Mozambique entre 1961 et 2012 (source: FAOstats)**

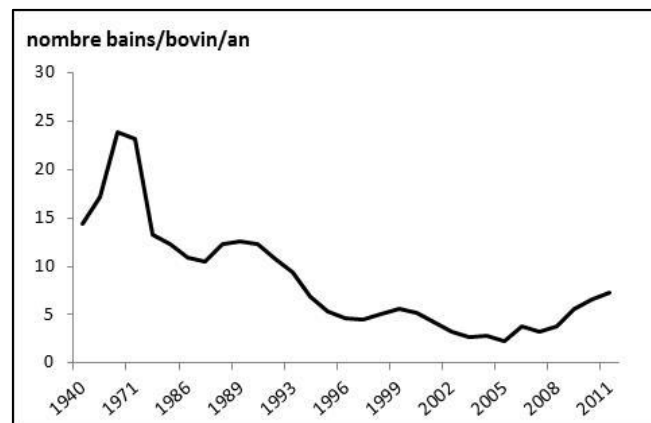
#### *2.2.4. Programme de contrôle des tiques et maladies transmises*

Durant l'époque coloniale, il existait au total 664 bords détiqueurs dont 57% étaient privés (Dionisio 1986). Pendant la guerre, de nombreux bords détiqueurs furent détruits, ou laissés à l'abandon. A partir de 1998, différents projets financés par l'aide internationale (programme de développement de l'élevage dans le secteur familial financé par l'IFAD (International Fund for Agricultural Development) entre 1998 et 2006, projet PRP financé par l'Europe de 1999 à 2005, projets financés par l'ONG VETAID à partir de 2007, ect.) aidèrent à la formation des différents acteurs de la santé et production animales (vétérinaires et techniciens des services vétérinaires, éleveurs), à la réhabilitation des bords détiqueurs ou la construction de couloir de traitements, à la construction de points d'eau, et à fournir des produits vétérinaires aux éleveurs dont des produits acaricides. Un réseau de promoteurs, éleveurs sélectionnés dans les communautés, fut mis en place. Ces promoteurs reçurent une formation basique en santé et production animale et servent aujourd'hui d'interface avec les services vétérinaires en leur reportant les signes cliniques observés, ou en les aidant pour l'organisation de la prophylaxie. Ils sont également responsables de l'organisation des traitements acaricides. En 2011, il existait 347 bords détiqueurs opérationnels et 1385 corridors (DINAP). Les corridors sont construits lorsque la population bovine dans un rayon de 5 à 10 km est suffisamment élevée (plus de 500 bovins). Ces lieux représentent un lieu de rencontre et d'échange entre éleveurs, utilisés non seulement pour les traitements contre les tiques, mais également pour les campagnes de vaccination ou de prophylaxie, et de recensement des populations bovines.

La quantité de produits acaricides fournie au secteur familial par le gouvernement fluctue selon les années et le financement des différents projets, et est insuffisante pour tous les éleveurs (Figure 12). Ainsi, entre 2003 et 2005, peu de produits furent distribués aux éleveurs, et la mortalité liée aux maladies transmises par les tiques augmenta en particulier chez les veaux (Neves,

communication personnelle). Depuis 2006, la tendance est à l'augmentation du nombre de traitements donnés par bovin. Cependant les produits fournis par le gouvernement restent insuffisants pour toute la population bovine dans le secteur familial, et il n'est pas rare que celle-ci ne soit pas traitée pendant plusieurs mois en saison des pluies pour cause d'absence de produit. Parmi les éleveurs la régularité des traitements varie beaucoup. Les services vétérinaires conseillent de traiter toutes les deux semaines pendant la saison des pluies et tous les mois pendant la saison sèche. Le produit actuellement fournit (et au moins depuis 2009) est l'amitraz (DINAP).

Les mouvements d'animaux entre chaque district sont contrôlés par demande obligatoire d'une autorisation. Concernant les problèmes des tiques, les bovins sont traités contre les tiques une semaine avant leur départ, soit avec de l'amitraz soit avec de la fluméthrine (Bayticol®) selon les districts, et les produits disponibles. Les petits ruminants ne sont pas forcément traités contre les tiques avant leur départ.

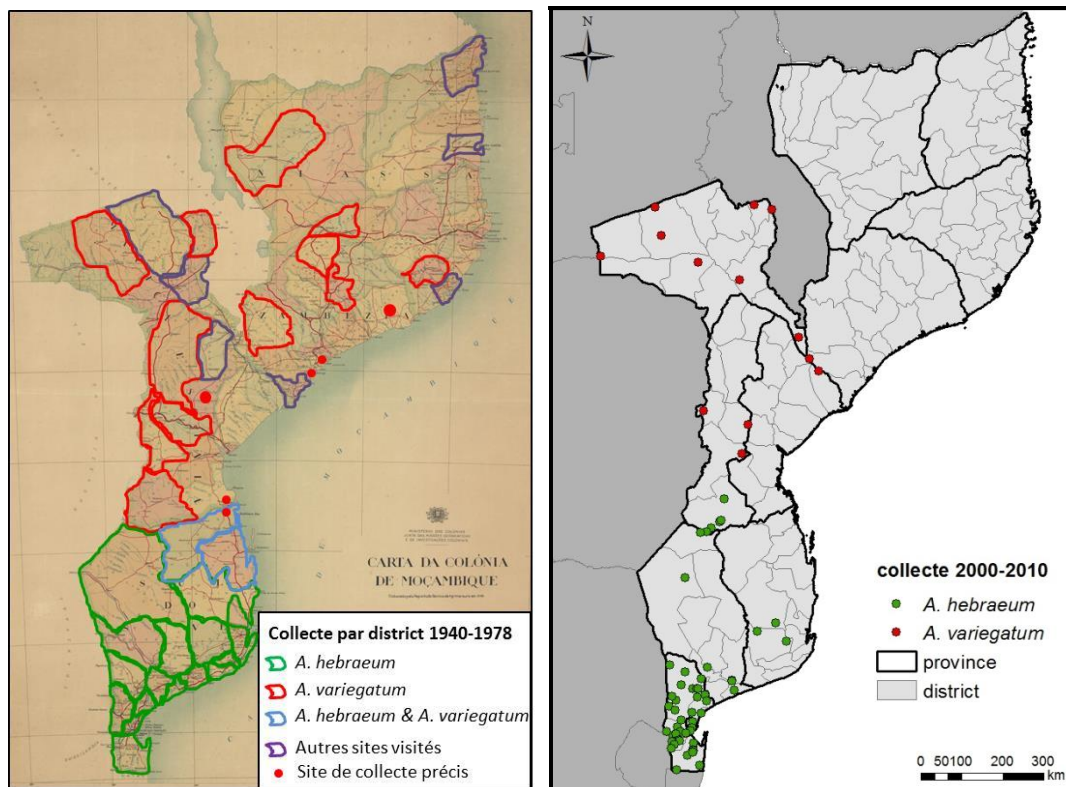


**Figure 12:** Evolution du nombre de traitement acaricide donné par bovin par an entre 1940 et 2011 au Mozambique (source: DINAP)

#### 2.2.5. Distribution d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* au Mozambique

Les données disponibles ne permettent pas d'établir si la guerre civile (entre 1975 et 1992), les mouvements de repopulation, et les périodes d'arrêt des traitements acaricides ont entraîné des changements majeurs dans la distribution des deux espèces. Pour la période avant l'indépendance, seules des données de géolocalisation peu précises existent (Travassos Santos Dias 1953, 1991, collection à l'Université vétérinaire Eduardo Mondlane) et indiquent la présence des deux espèces dans deux districts au sud de la rivière Save (Govuro et Vilankulo-Inhassoro) (Figure 13). Des enquêtes réalisées entre 2000 et 2010 (De Matos 2009, Neves communication personnelle) confirment la présence d'*A. hebraeum* dans le sud et jusqu'au sud du district de Mossurize (sud de la province de Manica, au nord de la rivière Save) ; et la présence d'*A. variegatum* dans la province de Tete, dans la

partie centrale de la province de Manica et Sofala, et dans le sud de la province de Zambézia. Il apparait donc que dans les zones traditionnelles d'élevage, l'espèce d'*Amblyomma* présente est restée la même entre ces deux périodes d'étude. Il est intéressant de noter que la zone de contact entre les deux distributions se situe dans une zone où la densité de bovins est assez faible dans beaucoup de districts. Comme l'abondance des animaux sauvages est faible au Mozambique en dehors des zones de réserve depuis la guerre (AGRECO 2008, répartition des zones de réserve dans la figure 14), le rôle de ces animaux dans la dispersion des tiques est probablement faible en dehors des zones de réserve. Par conséquent, la dispersion des tiques se réalise principalement par contact entre animaux de troupeaux différents et les échanges d'animaux. Celle-ci a pu être limitée dans les zones où la densité de bovin est faible.



**Figure 13: Distribution d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* au Mozambique. A gauche : collectes réalisées entre 1940 et 1978 désignant les noms des districts collectés (lignes) ou des sites (points) (Travassos Santos Dias 1954, collectes de Travassos Santos Dias présentes dans la collection de l'Université vétérinaire Eduardo Mondlane, Maputo). A droite : collectes réalisées entre 2000 et 2010 (De Matos *et al.* 2009, Neves communication personnelle)**

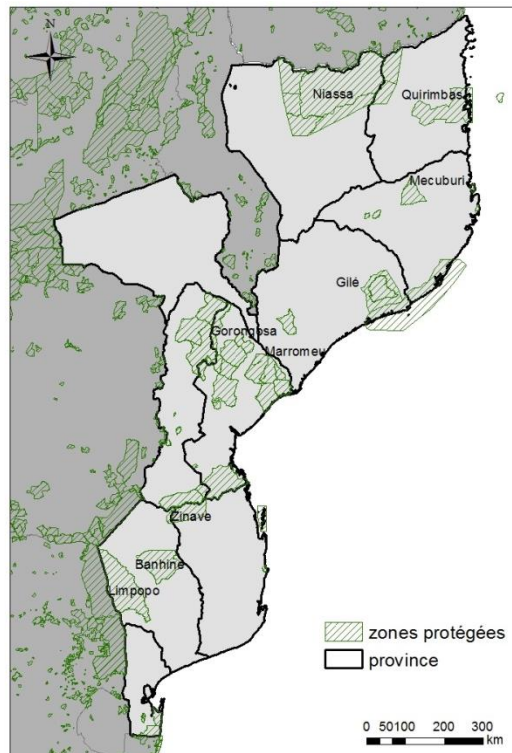


Figure 14: Zones protégées au Mozambique, les noms indiquent les réserves nationales

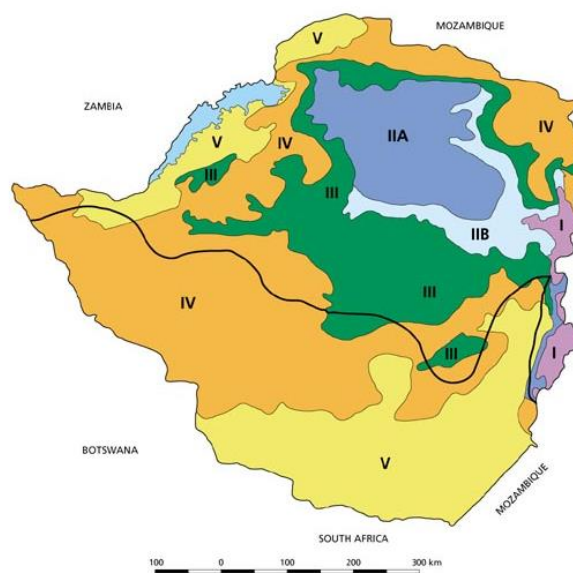
## 2.3. Présentation générale du Zimbabwe

### 2.3.1. Relief et climat

Le Zimbabwe est composé de plusieurs plateaux et de montagnes peu élevées. La majeure partie du pays se situe sur un plateau central, le Highveld, s'étirant du sud-ouest au nord-est, où l'altitude varie entre 1 200 et 1 600 m. Sur chaque côté de ce plateau, les hautes terres descendent en pente, au nord vers le fleuve Zambèze et au sud vers le fleuve Limpopo. Ces régions sont le lowveld, au nord-ouest et au sud-est qui se tient entre 700 et 1400 m, et au sud-est autour de la vallée du Zambèze et de la cuvette du Limpopo, qui ne dépasse pas 900 m. Le long de la frontière avec le Mozambique se détachent les chaînes des monts Inyanga (altitude maximale de 2 593 m) et les monts Mavuradonha (sommet à 1 733 m).

Dans le Highveld, les températures sont comprises entre 11°C en juillet et 18°C en octobre. La vallée du Zambèze, dans le Nord, bénéficie de températures entre 20 °C en juillet et 30 °C en octobre. Les précipitations annuelles, concentrées d'octobre à mars se répartissent inégalement: 450 mm dans les régions semi-désertiques du sud-est; 810 mm aux alentours de Harare; plus de 2 600 mm dans les monts Inyanga. La moyenne nationale s'établit autour de 830 mm. Les régions d'altitude sont, pour la plupart, recouvertes de savanes. On rencontre des plantations de tecks et des baobabs dans le lowveld, à proximité du Zambèze. Les sols étant le plus souvent sablonneux, voire lessivés et stériles, les

meilleures terres se situent dans le highveld, où il n'y a pas de trypanosomose. Cinq zones agro-écologiques ont été définies au Zimbabwe (Figure 15).



Natural Region	Area (000 ha)	% of total land area (%)	Annual rainfall	Farming Systems
			(mm)	
I	613	1.56	> 1 000. Rain in all months of the year, relatively low temperatures	Suitable for dairy farming forestry, tea, coffee, fruit, beef and maize production
II	7 343	18.68	700-1 050. Rainfall confined to summer	Suitable for intensive farming, based on maize, tobacco, cotton and livestock
III	6 855	17.43	500-800. Relatively high temperatures and infrequent, heavy falls of rain, and subject to seasonal droughts and severe mid-season dry spells	Semi-intensive farming region. Suitable for livestock production, together with production of fodder crops and cash crops under good farm management
IV	13 010 036	33.03	450-650. Rainfall subject to frequent seasonal droughts and severe dry spells during the rainy season	Semi-extensive region. Suitable for farm systems based on livestock and resistant fodder crops. Forestry, wildlife/tourism
V	10 288	26.2	< 450. Very erratic rainfall. Northern low veldt may have more rain but the topography and soils are poor	Extensive farming region. Suitable for extensive cattle ranching. Zambezi Valley is infested with tsetse fly. Forestry, wildlife/tourism

**Figure 15: Répartition et description des zones agro-écologiques au Zimbabwe (source : Mudimu 2006 <http://www.fao.org/docrep/009/a0395e/a0395e06.htm>)**

### 2.3.2. Evolution de l'élevage bovin

Le secteur agricole est une ressource importante pour ce pays, qui a pendant longtemps été qualifié de « grenier à blé de l'Afrique ». La part de la production de viande bovine dans la production agricole devient de plus en plus importante, surtout à partir des années 1960-70. Il existe 4 principaux systèmes de production agricole, les fermes communales de « resettlement », les petites fermes commerciales, et les grandes fermes commerciales (Peter *et al.* 1998). Une réorganisation importante du ce secteur a suivi les événements socio-politiques.

Avant 1985, la production bovine était essentiellement réalisée par le secteur commercial (grandes fermes) localisé dans les zones arides dans le sud du pays, et tenu par les descendants de colons : 63% de la production bovine était localisée dans les régions sud (Mavedzenge *et al.* 2006). En 1985, le Zimbabwe signa des accords en vue de l'exportation de viande bovine vers l'Europe. Afin de satisfaire les conditions demandées par l'Europe, des mesures sanitaires strictes requises selon les accords SPS (mesures sanitaires et phytosanitaires) ont été appliquées comme la délimitation de zones libre de fièvre aphteuse et tuberculose, le contrôle strict des mouvements d'animaux, la construction de barrières pour contrôler les contacts avec les animaux sauvages, et la mise en place d'un programme de surveillance des maladies demandées. En effet, des cas de fièvre aphteuse étaient régulièrement reportés dans le sud du pays, dans les élevages proches des zones de réserve naturelle à la frontière avec l'Afrique du Sud et du Mozambique. Avec la zonation effectuée, et des années de sécheresses importantes dans le sud (1982-84), la production bovine s'est délocalisée vers les Highveld représentant alors environ 65% de la production bovine (provinces de Mashonaland). Parallèlement, un nouveau marché s'est développé, surtout dans le sud (Lowveld) et à un moindre niveau dans les Highveld, celui du tourisme de chasse de gibier (safaris) avec la construction de nombreux ranchs. La part du secteur commercial dans la production bovine diminua progressivement avec les réformes agraires et cette diminution s'accrut en 2002 avec la mise en place du nouveau plan agricole et devint négligeable (environ 10% en 2004) au profit du secteur communal et de « resettlement ».

### 2.3.3. *Distributions d'A. variegatum et A. hebraeum et influence des facteurs anthropiques*

Les distributions d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* au Zimbabwe ont été étudiées successivement lors de trois enquêtes nationales conduites en 1975-80, 1990 et 1996 (Norval 1983, Norval *et al.* 1994, Peter *et al.* 1998). Jusqu'en 1979-1980, ces deux espèces étaient allopatriques : elles avaient une distribution bien séparée avec *A. variegatum* au nord et *A. hebraeum* au sud et une zone au milieu dans les Highvelds (haut plateaux) sans l'une ni l'autre. L'absence des deux espèces dans cette zone avant 1979 est expliquée par le programme intensif de contrôle des tiques financé par le gouvernement qui existait à l'époque, avec application régulière de traitements acaricides des animaux (toutes les semaines en saison des pluies et tous les quinze jours en saison sèche), et contrôle strict des mouvements d'animaux ; et l'absence ou la faible densité des ruminants sauvages (Norval *et al.* 1994, Peter *et al.* 1998). En 1977-80, ce programme fut arrêté momentanément à cause de la guerre de pré-indépendance. S'en est suivi une progression de la distribution des deux espèces vers la zone des Highveld. Cette progression fut momentanément contrôlée par la reprise du programme de contrôle des tiques entre 1981 et 1986. Durant cette période, les deux espèces avaient disparues ou étaient présentes en très faible abondance dans la zone des Highveld (Norval *et al.* 1994). A partir de

1986, la fréquence de traitement des animaux fut réduite et parfois arrêtée complètement à cause de sécheresses exceptionnelles en 1992 et 1994-1995 (Peter *et al.* 1998, Chatikobo *et al.* 2009). La densité d'hôtes augmenta dans la zone, suite à une augmentation de la population bovine mais aussi suite à l'introduction de différentes espèces de faune sauvage pour l'établissement de ranch de chasse (Norval *et al.* 1994, Mavedzenge *et al.* 2006). Entre 1988 et 1991, les données de surveillance passive de la présence des tiques montrent que les deux espèces étaient présentes dans les Highveld, et la zone de chevauchement de leurs distributions était relativement similaire à celle observée en 1979-1980 (entre les parallèles 27,7 et 29,9° Est et 18,6 et 19° Sud). En 1996, une enquête cherchant à établir la distribution des deux espèces a été conduite à l'échelle du Zimbabwe et confirme la localisation de la zone de chevauchement dans cette région. A la fin des années 90, avec la mise en place du nouveau programme de réforme territorial, les restrictions vétérinaires sur les règles et le contrôle des mouvements d'animaux ont été levées (Chatikobo *et al.* 2009). De nombreux éleveurs ont ainsi été autorisés à transporter leurs animaux infestés de tiques à travers le pays. Cependant peu d'informations sur l'évolution de la distribution d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* depuis 1996 sont disponibles dans la littérature. Une étude présente la distribution de nouveaux foyers de dermatophilose reportés entre 1996 et 2002 aux services vétérinaires lors de surveillance passive ou lors d'enquêtes en employant des techniques participatives (Chatikobo *et al.* 2009). La dermatophilose étant souvent associée à la présence d'*A. variegatum* (Martinez *et al.* 1992, Lloyd & Walker 1993), ces données pourraient révéler l'expansion d'*A. variegatum* légèrement plus au sud.

Ainsi, entre 1935 et 1996, la distribution des deux espèces a beaucoup changé, en lien avec les changements des pratiques d'élevage, de distribution et densité d'hôtes (bovins et faune sauvage) et des mouvements d'animaux. Ces trois enquêtes successives en 1979-1980, 1988-1991 et 1996 indiquent cependant une zone de recouvrement de la distribution des deux espèces relativement localisée dans la même zone. La largeur observée de cette zone a cependant varié au cours du temps : elle était d'environ de 140-150 km en 1980, de quelques kilomètres seulement en 1988-1991, et était finalement de 50-60 km environ en 1996. La position de la limite méridionale de la distribution d'*A. variegatum* apparaît être relativement stable au cours du temps entre 1980 et 1996 alors que la limite septentrionale d'*A. hebraeum* semble s'être déplacée sur une centaine de kilomètres. Après 1996, il est possible cependant qu'*A. variegatum* se soit dispersée plus au sud. Dans la zone nord-est (à l'est du parallèle 29,9° et au nord du parallèle 19°S), les deux espèces sont peu présentes, et les données de présence ne se recoupent pas au cours des différentes enquêtes : les deux espèces ne semblent pas s'être établies dans cette zone.

Ces différentes études rapportent globalement peu d'information sur les interactions potentielles entre *A. variegatum* et *A. hebraeum*. Lors de l'enquête réalisée en 1996 (Peter *et al.* 1998), le nombre de sites avec les deux espèces était faible : seulement 13 sites ont été trouvés coinfectés par les deux espèces, sur un total de 1389 incluant 73 sites infestés par *A. variegatum* et 1329 par *A. hebraeum*. Les données d'abondance des deux espèces n'ont pas été rapportées lors de l'enquête.

De plus, ces études ne précisent pas si les deux espèces ont été collectées sur les mêmes animaux ou non. Norval (1983) décrit l'observation des deux espèces plusieurs années de suite sur des buffles au parc national Matusadona, au nord du Zimbabwe (proche du lac Kariba) dans la zone usuelle d'*A. variegatum* entre 1977 et 1980. Sur 7 à 18 buffles observés par année, alors que le nombre total d'*A. hebraeum* est resté faible avec seulement 1 individu collecté en 1980, celui d'*A. variegatum* a augmenté significativement (total de 802 individus en 1980 sur 11 buffles). Il ne décrit cependant pas si les deux espèces sont trouvées sur les mêmes animaux. Il indique seulement que les spécimens collectés ne présentent pas des caractères morphologiques intermédiaires indicatifs d'hybridation.

## 2.4. Synthèse

*Amblyomma variegatum* et *A. hebraeum* sont deux espèces de tiques d'importance vétérinaire, d'une part à cause des lésions qu'elles entraînent mais aussi à cause des maladies qu'elles transmettent ou favorisent, en particulier la cowdriose (pour les deux espèces) et la dermatophilose (pour *A. variegatum*). La cowdriose est en particulier responsable d'une forte mortalité des ruminants, nés dans une zone sans la maladie, lors de leur importation dans une zone enzootique. L'impact de l'espèce vectrice sur l'épidémiologie de la cowdriose (mortalité, sévérité des cas cliniques, souche circulante d'*Ehrlichia ruminantium*) n'est pas connu et pourrait notamment être à considérer lors du développement d'un vaccin régional efficace sur les souches locales circulantes d'*E. ruminantium*.

La distribution de ces deux espèces est parapatrique (contiguë avec un faible chevauchement) en Afrique australe. Au Zimbabwe, les deux espèces étaient allopatriques (distribution séparée) jusque dans les années 1975. Une zone de recouvrement des distributions des deux espèces a ensuite été identifiée, et sa position a été relativement stable entre 1980 et 1996. Dans cette zone, les deux espèces ont rarement été retrouvées ensemble. Mais l'abondance relative des deux espèces ou les modes d'interactions de ces espèces entre elles dans cette zone n'ont pas été décrits. Ce changement de distribution coïncide avec l'arrêt ou la diminution des traitements acaricides et avec les changements de répartition et de densité des hôtes principaux (bovins, grands ruminants sauvages). Au contraire au Mozambique, la position de la frontière parapatrique n'est pas déterminée précisément (incertitude sur 200-300 km). L'influence sur la distribution des deux espèces du repeuplement de l'élevage bovin après la guerre civile qui décima 80% du cheptel mozambicain, et les mouvements non contrôlés d'animaux pendant cette période, n'est pas connue. Les deux pays, le Zimbabwe et le Mozambique présentent un contexte d'élevage très différent. Alors que l'élevage bovin est une production importante au Zimbabwe, pays exportateur de viande bovine, il est peu développé au Mozambique et est localisé surtout dans certaines régions. La distribution des bovins, et leur faible densité associée à une faible densité de ruminants sauvages, a pu limiter la dispersion des deux espèces dans ce pays et influencer leur distribution actuelle.



**PARTIE II : *A. VARIEGATUM* ET *A. HEBRAEUM*,  
DEUX ESPECES POTENTIELLEMENT COMPETITRICES**



## 1. COMPETITION, COEXISTENCE ET PARAPATRIE

### 1.1. Compétition interspécifique et intraspécifique

Nous parlerons ici de compétition au sens large, c'est-à-dire de tout type d'interactions entre deux espèces qui entraîne une réduction de la fécondité individuelle, de la survie, ou de la croissance des individus. La compétition intraspécifique s'opère entre individus de la même espèce alors que la compétition interspécifique a lieu entre individus de deux espèces différentes.

La compétition peut s'opérer directement entre deux individus, ou indirectement, via des interactions avec un troisième individu (compétition apparente via par exemple un prédateur ou un pathogène) ou via des interactions avec un facteur du milieu. Ainsi la compétition peut être qualifiée de :

- *compétition directe par interférence*, comportementale, chimique ou reproductive
- *compétition indirecte par exploitation de ressources communes limitantes*, ressource trophique, spatiale.

En général, la compétition entre deux espèces est mise en évidence par une diminution de l'abondance d'une espèce en présence de l'autre. Les mécanismes à l'œuvre dans la compétition sont souvent peu connus et peuvent être spécifiques de chaque paire d'espèces en compétition. Les traits d'histoire de vie et les traits comportementaux sont des déterminants importants de la capacité des espèces à être compétitive. La compétition interspécifique est le plus souvent asymétrique, c'est-à-dire en faveur d'une seule des deux espèces.

L'interférence reproductive est définie par Gröning & Hochkirch (2008) comme toute interaction interspécifique durant le processus d'accouplement qui affecte la fitness (appelée aussi valeur sélective, et représente le succès reproducteur) d'au moins une des deux espèces et est causée par une reconnaissance incomplète du partenaire sexuel. Elle est souvent considérée comme différente de la compétition interspécifique. En effet, contrairement à cette dernière, l'interférence reproductive affecte la fitness des espèces, non pas nécessairement du fait de la compétition pour une ressource limitante (les partenaires sexuels par exemple), mais plutôt à cause d'une erreur de reconnaissance du partenaire sexuel qui peut entraîner une perte de temps, d'énergie, et de gamètes lors d'essais de croisements interspécifiques. Cependant, compétition interspécifique et interférence reproductive ont de nombreuses caractéristiques en commun : diminution de la fitness des espèces, effets densité-dépendants et, le plus souvent, effets asymétriques. C'est pourquoi, dans la suite de ce manuscrit, nous

incluons l'interférence reproductive dans le terme compétition interspécifique, pris dans son sens large.

## **1.2. Compétition exclusive et coexistence des espèces**

La définition de compétition exclusive est étroitement liée à la notion de niche écologique d'une espèce. Le concept de niche, bien qu'essentiel et au cœur des concepts écologiques, a beaucoup évolué au cours du temps, et reste sujet à discussion. Il permet de mieux comprendre comment les interactions biotiques sont des facteurs structurant les communautés.

Selon Hutchinson (1957), la niche écologique d'une espèce est l'ensemble des conditions écologiques sous lesquelles le taux de croissance de la population est positif, et peut se représenter comme un espace à  $n$  dimensions dont les axes caractérisent les besoins de l'espèce (axe trophique, spatial, temporel, etc.). Les besoins d'une espèce incluent notamment les conditions abiotiques et les ressources nécessaires à leur survie. La niche écologique dépend à la fois des besoins de l'espèce et de son impact sur les ressources (Chase & Leibold 2003). Les interactions biotiques (prédation, compétition, mutualisme) modifient les niches écologiques. Afin de mieux définir les notions utilisées, Soberon (2007) reprends les définitions de la niche écologique de Grinnell (1917) et Elton (1927) et divise la niche d'Hutchinson en deux : (i) la niche fondamentale Grinnellienne représentant l'ensemble des conditions abiotiques couvrant les tolérances physiologiques de l'espèce, et (ii) la niche Eltonienne définie par les interactions biotiques et les ressources.

Selon le principe de Gause (1936), deux espèces ayant exactement la même niche écologique ne peuvent coexister. Le premier déterminant de la compétition interspécifique est le chevauchement des ressources. Deux espèces qui ont des niches fondamentales Grinnelliennes similaires seront fortement en compétition lors de leur première rencontre. Cette interaction compétitive peut avoir deux conséquences : (i) exclusion d'une espèce par l'autre ; (ii) ou déplacement écologique induisant une ségrégation des niches (niche trophique ou temporelle). Les interactions compétitives ont également une importance évolutive induisant des déplacements de caractère sous pression sélective en cas de sympatrie de deux espèces compétitrices.

Les espèces vivent en communauté, exploitent des ressources communes, et sont affectées par des prédateurs ou pathogènes communs. Localement, deux espèces peuvent coexister si elles diffèrent dans la manière dont elles affectent ou sont affectées par les ressources et ennemis naturels, de telle sorte que la compétition intraspécifique est plus forte que la compétition interspécifique (Amarasekare 2003, Chase & Leibold 2003). Cela implique une forme de différenciation de leur niche ou de leur capacité à l'exploiter (trade-off). Il y a alors différenciation de leur niche trophique, de la niche

« ennemis naturel » (Gimonneau *et al.* 2010), ou aussi de leur niche temporelle (les deux espèces ne sont pas présentes au même moment) (Chase & Leibold 2003).

Lorsque l'on intègre ces théories avec des dimensions spatiale et temporelle prenant en compte un ensemble de communautés reliées entre elles par des processus de dispersion, la coexistence peut être perçue à une échelle locale ou régionale. Car deux espèces peuvent ne pas coexister localement mais coexister à une échelle régionale. Dans un environnement spatial structuré, la coexistence des espèces est le résultat d'une différenciation de la « niche spatiale » combinant les processus dynamiques compétitifs à l'échelle des communautés locales et les processus de dispersion entre communautés (métacommunautés). Ainsi des espèces peuvent-elles coexister régionalement car l'hétérogénéité de l'environnement favorise l'une ou l'autre des deux espèces ; ou parce que les deux espèces diffèrent dans leur fitness ou leur sensibilité aux prédateurs, et leurs capacités à se disperser ou coloniser de nouveaux environnements. Par exemple, des espèces compétitivement inférieures ayant une capacité de dispersion plus grande que des espèces compétitivement dominantes peuvent s'établir dans des patches qui n'ont pas encore été colonisés par ces dernières. Ce processus est renforcé si les espèces répondent de manière différente aux variations environnementales, et si l'habitat est soumis à de fortes perturbations et génère de nouveaux sites libres. Selon des modèles théoriques de dynamique de populations « source-puits », l'hétérogénéité spatiale de l'environnement peut même induire la coexistence des espèces à une échelle locale. Les métacommunautés sont constituées de « populations sources » où le taux de croissance de la population est positif sans immigration, et de « populations puits » survivant grâce à l'immigration continue d'individus provenant des « populations sources ». Ainsi, dans ces « populations puits » les espèces compétitivement inférieures peuvent coexister avec les espèces supérieures grâce à l'immigration continue d'individus.

La coexistence des espèces localement et régionalement est donc un processus complexe, reposant sur des différences existant au niveau de la niche exploitée ou de la capacité des espèces à l'exploiter, ou de se disperser et coloniser de nouveaux habitats (trade-offs). Il est alors difficile d'estimer à quel point les niches ou les trade-offs des espèces doivent différer pour induire coexistence ou exclusion à une échelle régionale.

### **1.3. Déterminants des distributions parapatriques**

Deux espèces sont dites parapatriques lorsqu'elles ont une distribution contiguë avec un faible chevauchement. Une telle distribution peut être expliquée :

- par des *préférences environnementales distinctes des deux espèces*. La parapatricie est alors qualifiée d'« écologique » (Haffer 1986, Bull 1991). La limite de répartition correspond dans ce cas à la limite de l'environnement qui est favorable à chacune des deux espèces ;

- ou par une *compétition exclusive* entre les deux espèces prise au sens large. La parapatricie est alors dite « compétitive » (Haffer 1986, Bull 1991). La distribution de l'une et/ou l'autre des deux espèces est limitée par une compétition interspécifique via une interférence comportementale, chimique, ou reproductive ou via une compétition apparente due à l'effet d'un prédateur ou d'un pathogène. En cas d'interférence reproductive entre les deux espèces, il peut y avoir accouplement interspécifique générant des œufs stériles (« effet satyre », Ribeiro & Spielman 1986) ou bien des hybrides, stériles ou non. Une zone d'hybridation, plus ou moins large, peut alors être observée entre les deux aires de répartition.

D'après les modèles théoriques, le degré de chevauchement des distributions des deux espèces est dépendant de la fréquence et de la distance de dispersion des espèces, de l'intensité de la compétition interspécifique (si elle existe), et du gradient de densité des deux espèces (Case *et al.* 2005). En cas de parapatricie compétitive, une coexistence temporaire entre les deux espèces peut être observée en fonction de ces paramètres de dispersion et d'interactions compétitives (exclusion plus ou moins rapide d'une des deux espèces).

La capacité des espèces à être compétitive est densité-dépendante, et est donc étroitement liée aux conditions abiotiques. Ainsi, les frontières des distributions parapatriques sont le plus souvent observées le long de gradients environnementaux ou de barrières physiques telles que des montagnes (Barton & Hewitt 1985, Gaston 2003, Case *et al.* 2005). Ces gradients environnementaux peuvent marquer la limite physiologique ou la limite de dispersion de l'espèce compétitivement dominante, ou un changement de la capacité à être compétitive (fitness compétitive) entre les deux espèces. Il est alors difficile de savoir si la distribution des espèces est limitée par des conditions environnementales non favorables, ou par la présence de l'autre espèce directement ou indirectement par celle d'une autre espèce en cas de compétition apparente.

Cependant, les modèles théoriques (Case *et al.* 2005) indiquent que des distributions peuvent être parapatriques même en absence de gradient environnemental, à condition que les espèces compétitrices aient été initialement allopatriques (distributions séparées) et aient une faible capacité de dispersion dans la zone de contact. Si la dispersion est faible, aucune des deux espèces ne dépasse le seuil d'abondance nécessaire pour déplacer l'autre espèce, et leurs distributions restent stables même en absence de gradient. Ce processus est renforcé si la densité des deux espèces est faible dans cette zone de contact et/ou hétérogène (« distribution en patch »), et on peut avoir un « effet Allee », observé lorsqu'une population à faible densité a un taux de croissance négatif. L'interaction compétitive peut même avoir un effet réducteur de la densité des deux espèces de part et d'autre de la frontière, expliqué par l'hétérosis négative dans les zones d'hybridation. Ces modèles expliquent

l'observation de zones d'hybridation stables en présence d'un faible changement ou même sans changement environnemental (Bull 1991). De plus, ces modèles indiquent également que des populations compétitives peuvent avoir une distribution mosaïque (ou en patchwork) si elles l'étaient initialement et ont une faible dispersion.

D'un point de vue évolutif, les distributions parapatriques peuvent aider à comprendre les processus de spéciation, la parapatrie pouvant être la conséquence de la divergence de deux populations d'une même espèce, chacune ayant sa préférence environnementale ; ou de l'existence de deux espèces phylogénétiquement proches qui auraient été séparées (distribution allopatrique) à une période donnée et qui, lors d'un deuxième contact, seraient entrées en compétition, stabilisant leurs distributions en parapatrie. Dans cette dernière situation, les distributions de ces deux espèces seraient stables car, séparées pendant une longue période de temps, elles n'ont pu développer des caractères divergents permettant leur coexistence. Les contacts à la limite de leurs distributions seraient soit trop récents ou trop peu fréquents pour permettre ces processus d'adaptation.

#### **1.4. Synthèse**

Dans ce chapitre, nous avons vu que différents mécanismes peuvent conduire à la parapatrie entre deux espèces : des niches environnementales distinctes ou bien une compétition exclusive entre ces deux espèces (compétition pour les ressources, interférence reproductive ou compétition apparente). La largeur de la zone de chevauchement des deux distributions et le nombre de sites de co-occurrence dépendent de l'intensité de la compétition (si elle existe), de la fréquence et de la distance de dispersion, et du gradient de densité des deux espèces. Si les deux espèces sont en compétition, la limite de leurs distributions peut être située ou non au niveau d'un brusque changement des conditions environnementales, en fonction de l'intensité de la dispersion des deux espèces et des conditions initiales. La compétition est exclusive à une échelle régionale entre deux espèces qui partagent la même niche écologique, que ce soit la niche trophique, environnementale ou temporelle, et qui ont des traits d'histoire de vie très similaires (capacité à se disperser, résistance aux prédateurs ou aux pathogènes) ne permettant pas à l'espèce compétitivement inférieure de s'échapper de l'influence de l'espèce compétitivement dominante. Différents mécanismes de compétition peuvent être impliqués (compétition par consommation de ressources limitantes, compétition par interférence chimique ou comportementale, compétition par interférence reproductive...) mettant en jeu les traits d'histoire de vie des espèces.

## **2. INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES ENTRE *A. VARIEGATUM* ET *A. HEBRAEUM***

Afin de déterminer si la parapatrie entre *A. variegatum* et *A. hebraeum* peut être due à une compétition exclusive entre les deux espèces, nous présenterons dans ce chapitre l'ensemble des données de la bibliographie permettant d'établir :

- le degré de chevauchement des niches des deux espèces : niche trophique, environnementale et temporelle ;
- les mécanismes connus et potentiels d'interaction entre les deux espèces ;
- des différences ou similitudes des traits d'histoire de vie des deux espèces.

### **2.1. Degré de chevauchement des niches d'*A. variegatum* et *A. hebraeum***

#### *2.1.1. Niche trophique : un même tropisme d'hôtes*

*Amblyomma variegatum* et *A. hebraeum* ont globalement le même tropisme d'hôtes et les mêmes préférences de sites de fixation. Il est cependant difficile de comparer quantitativement les préférences de ces deux espèces pour les différents hôtes étant donné que ces deux espèces se retrouvent rarement au même endroit. Or, l'abondance des tiques et des espèces hôtes présentes, les conditions environnementales, ou les méthodes d'échantillonnage varient d'un site à l'autre.

#### Tropisme d'hôtes

Les adultes des deux espèces se nourrissent préférentiellement sur les grands ruminants, bovins, buffles, girafes, gnous, élands et autres grandes antilopes, mais peuvent être également retrouvés sur de nombreuses autres espèces, à un plus faible niveau d'infestation : moutons, chèvres, petites antilopes, rhinocéros, phacochères et plus rarement chevaux, ânes, reptiles, canidés et félinés (Petney *et al.* 1987, Horak *et al.* 2007). Le niveau d'infestation par les adultes varie avec le poids des hôtes : les hôtes les plus lourds sont les plus infestés (Norval & Lawrence 1979). Cette même observation a été faite entre races de bovins (Meltzer 1996), ou en lien avec le sexe et l'âge des bovins (les bœufs étant les plus infestés). En Zambie, MacLeod *et al.* (1977) observent un faible niveau d'infestation par les adultes sur les animaux sauvages dans les zones de fortes infestations des bovins, au contraire des zones où les bovins sont rares, indiquant une éventuelle préférence pour les bovins.

Les nymphes ont un plus large spectre d'hôtes : elles se nourrissent préférentiellement sur les animaux de moyenne et grande taille, bovins, buffles, girafes, gnous, élands, chèvres, moutons, moyennes antilopes, zèbres, phacochères, mais peuvent être également trouvées en grandes quantités



sur les animaux de plus petites tailles, lièvres, tortues, varans, canidés, félidés et oiseaux de l'ordre des galliformes comme les poules, perdrix ou francolins (Petney *et al.* 1987, Barré 1989, Horak & Fourier 1991, Horak *et al.* 1991, Stachurski 2000).

Les larves ont également un large spectre : elles sont retrouvées sur les petits animaux, francolins, perdrix (Horak *et al.* 1991), hérons garde-bœufs, poules (Barré, 1989), lièvres (Horak & Fourier 1991) mais également sur les moyens et grands animaux, canidés, antilopes, phacochères, petits ruminants, zèbres, gnous, bovins, buffles, etc. (Petney *et al.* 1987, Horak *et al.* 2007, Barré 1989).

Il est intéressant de noter que les rongeurs et les éléphants seraient rarement des hôtes pour les différentes stases des deux espèces (MacLeod & Mwanaumo 1978, Stachurski 2000). Le cycle complet de ces deux espèces pourrait se réaliser en présence uniquement de grands ruminants (Barré 1989). En revanche, alors qu'expérimentalement, les adultes peuvent se gorger sur les petits ruminants, il n'est pas certain que, sur le terrain, les tiques survivent en l'absence de grands ruminants.

#### Sites de fixation préférentiels sur les hôtes

Les sites de fixation préférentiels des adultes des deux espèces sur les ruminants sont les mêmes : la région autour du périnée et les parties déclives du corps, de la mamelle au poitrail avec une préférence pour la région inguinale et les aisselles (Petney *et al.* 1987).

Les nymphes des deux espèces sont également trouvées, comme les adultes, sur les parties déclives du corps, mais peuvent également se gorger au niveau des pieds, entre les onglons (Petney *et al.* 1987) : Stachurski (2000) et MacLeod *et al.* (1977) enregistrent 7 à 13% des nymphes *A. variegatum* fixées au niveau des pieds des bovins alors que Baker & Ducasse (1967) y observent 63% des nymphes *A. hebraeum*.

Les larves sont communément trouvées sur la tête des animaux, notamment au niveau des oreilles ou des narines, et sur les pieds et les pattes (Petney *et al.* 1987). Elles se fixent également sur le reste du corps (fanon, abdomen, dos...). Mais les préférences de sites de fixation semblent toutefois moins marquées pour les larves. Ainsi Kaiser *et al.* (1982) observent-ils des larves fixées sur le fanon, le dos et l'abdomen des animaux et très peu sur la tête.

### 2.1.2. Niche environnementale

#### Comparaison des traits d'histoire de vie en conditions climatiques constantes

Dans ce chapitre, nous comparons la niche climatique des deux espèces en étudiant leurs traits d'histoire de vie en conditions constantes de température et humidité (tiques placées en étuve), d'après les données de la littérature.

- Méthodes

Du fait de l'hétérogénéité des données et des méthodes d'analyse utilisées, nous avons décidé de nous limiter à une analyse descriptive. La recherche des données bibliographiques a pris comme base la revue de Yonow (1995) sur les paramètres de vie d'*A. variegatum*, complétée par une recherche sur Pubmed et Google Scholar avec les mots clés « molt » ou « oviposition », avec « temperature » ou « humidity » et « *A. variegatum* » ou « *A. hebraeum* ».

Les paramètres étudiés sont listés dans le tableau 1. Certains paramètres n'ont pas été inclus comme ceux liés à la période de la prise du repas sanguin ou le pourcentage de femelles réalisant la ponte, car ils ont été peu étudiés sous différentes conditions climatiques. Les traits de vie liés à la ponte dépendent du poids des femelles gorgées. Nous avons décidé de n'inclure que les données portant sur des femelles ayant été nourries sur ruminants (bovins, moutons ou chèvres) et étant totalement gorgées, avec un poids moyen compris entre 2,5 et 4g pour *A. variegatum* et entre 2 et 3g pour *A. hebraeum*, ce qui correspond à leur poids moyen optimal. Pour chaque paramètre étudié, nous avons calculé la moyenne et l'écart-type des données moyennes par expérimentateur et par condition climatique étudiée. Le pourcentage de mue ou d'éclosion dépend des conditions de température et d'humidité. Les durées de développement dépendant principalement de la température (Norval 1977, Yonow 1995), nous présenterons la valeur moyenne de ces durées par condition de température étudiée.

**Tableau 1: Paramètres de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* étudiés en fonction des conditions climatiques**

Traits de vie
Proportion de larves gorgées ayant effectué leur métamorphose
Durée de la métamorphose larvaire
Proportion de nymphes gorgées ayant effectué leur métamorphose
Durée de la métamorphose nymphale
Période de pré-oviposition
Durée de la ponte
Rendement en œufs
Proportion d'œufs éclos
Durée de l'incubation
Survie des larves à jeun
Survie des nymphes à jeun
Survie des adultes à jeun

- Ponte et éclosion des œufs

Les données collectées sont présentées en annexe 1. L'effet des différentes conditions climatiques sur les traits de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* a surtout été étudié par deux auteurs, respectivement Barré (1989) et Norval (1977). Très peu d'autres données sont disponibles pour *A. hebraeum*. Au contraire, d'autres études ont été menées pour *A. variegatum* mais elles ont essentiellement été conduites aux conditions optimales (25°C et 85% d'humidité). Les auteurs ont évalué la ponte d'*A. variegatum* en estimant le nombre d'œufs, ou en calculant le rendement en œufs (poids des œufs pondus divisé par le poids de la femelle gorgée) : nous avons choisi de ne pas convertir le nombre d'œufs en rendement par crainte de générer une trop grande variabilité dans les données.

La variabilité des données selon l'expérimentateur peut provenir du nombre d'observations réalisées par étude, ce qui influence la précision de la donnée obtenue. D'autres facteurs de variation sont l'amplitude de la température et de l'humidité relative des étuves, ainsi que la méthode d'estimation des paramètres (fréquence d'observation des tiques, analyse des données, etc.). Le nombre de femelles étudiées par condition climatique par Barré (1989) et Norval (1977) était assez faible (n=3 femelles), les données obtenues peuvent donc être peu précises. L'éclosabilité des œufs est le paramètre présentant la plus grande variabilité entre expérimentateurs. En effet, certains l'étudient sur la ponte entière, d'autres sur une petite quantité d'œufs. Par exemple, Norval (1977) l'étudie par lots de 500-1000 œufs alors que Barré (1989) l'étudie par lots de 100-200 œufs ou sur la ponte entière en présence de la femelle. Ce dernier trouve d'ailleurs un pourcentage d'œufs éclos différents entre ces deux conditions, surtout lorsque l'humidité et la température diminuent (inférieure à 75% et 20°C). Par ailleurs, l'éclosabilité est plus faible pour les œufs pondus en début et fin de ponte (Barré 1989). De plus, les œufs sont collés les uns aux autres ce qui permet à ceux situés au centre de la masse d'être

mieux protégés de la dessiccation. Par conséquent, lorsque les expérimentateurs évaluent l'éclosabilité des œufs en prenant une petite quantité d'œufs, les résultats peuvent varier selon le stade de la ponte (début, milieu ou fin de ponte) et de la masse choisie. Ainsi, même étudiée sous les mêmes conditions climatiques, l'éclosabilité des œufs d'*A. variegatum* présente une variabilité de 10 à 20% entre les études.

Malgré cela, les résultats donnent une idée des conditions de température (entre 20 et 30°C) et d'humidité relative (au moins 80 à 85%) optimales à la ponte et l'éclosion des œufs pour les deux espèces (Figure 16). Alors que l'éclosabilité des œufs d'*A. hebraeum* est similaire entre 20 et 25°C, celle des œufs d'*A. variegatum* était plus basse à 20°C qu'à 25°C (Barré 1989). Les durées de préoviposition, ponte et d'incubation sont similaires pour les deux espèces sauf entre 20°C et 25°C où elles sont plus élevées pour *A. hebraeum* (Figure 17). A une humidité relative de 70%, les performances de la ponte d'*A. hebraeum* ne sont pas altérées, mais peu d'œufs réussissent à éclore (Norval 1977). La ponte des femelles d'*A. variegatum* est diminuée dans ces conditions d'humidité, et l'éclosion des œufs est diminuée mais encore possible à 75% d'humidité mais pas à 67% (Barré 1989). Cependant l'éclosion des œufs a été évaluée avec une quantité d'œufs différente pour les deux espèces : 500-1000 œufs pour *A. hebraeum*, ponte entière pour *A. variegatum*, ce qui, on l'a vu, peut influencer les résultats. Il est donc difficile de déduire de ces expériences la limite inférieure des conditions d'humidité permettant l'éclosion des œufs, et de déterminer si cette limite est similaire pour les deux espèces.

Aux faibles températures, la quantité d'œufs pondus et éclos a diminué et la durée de développement s'est allongée (Figure 16 & 17). A 15°C et avec une humidité relative de 90%, les femelles d'*A. hebraeum* ont ainsi pondu mais la durée totale de la ponte était très allongée (6,5 mois) et aucun œuf n'a ensuite éclos (Norval 1977). Pour *A. variegatum*, alors que Barré (1989) et Centurier & Klima (1978) n'ont observé aucune ponte à 15°C ( $n=23$  femelles), Dipeolu & Adeyafa (1984) ont observé la ponte d'une petite quantité d'œufs ( $n=20$  femelles) sans préciser le nombre de femelles qui avaient pondu. Les femelles ne meurent pas si elles sont maintenues sur une courte période à température basse : Dipeolu & Ogunji (1980) ont observé que la ponte des femelles n'était pas altérée lorsqu'elles étaient maintenues moins de 15 j à 10°C, et le pourcentage d'éclosion des œufs était compris entre 40 et 100%. De même, la quantité d'œufs pondus était élevée avec plus de 80% d'éclosion lorsqu'elles étaient maintenues moins de 15 j à 18°C. Barré (1989) a observé également que 2 femelles sur 6 maintenues pendant 3 mois à 15°C se sont mises à pondre après avoir été transférées à 25°C avec 85% d'humidité.

Aux fortes températures, la ponte et l'éclosion des œufs étaient altérées, et associées à la mort des femelles et/ou des œufs. Lorsque les femelles d'*A. variegatum* ont été maintenues en alternance 12 h à 24°C et 12 h à 37°C, la ponte a fortement diminué (Dipeolu & Ogunji 1980). A 35°C, 3 femelles d'*A. hebraeum* sur 9 ont réussi à pondre un nombre d'œufs modérément élevé, alors que les femelles d'*A. variegatum* ont pondu une quantité très faible (Barré 1989). D'autres essais seraient

nécessaires pour conclure à une différence de tolérance aux températures élevées entre les populations de ces deux espèces. Les températures élevées ont altéré la survie des femelles gorgées lorsqu'elles étaient maintenues trop longtemps dans ces conditions : Dipeolu & Ogunji (1980) ont observé que la ponte et l'éclosion des œufs n'étaient pas diminuée lorsque les femelles d'*A. variegatum* étaient maintenues moins de 10 j à 37°C, mais qu'au-delà elles étaient fortement diminuées.

En conclusion, dans les conditions optimales de ponte et d'éclosion des œufs situées entre 25 et 30°C et une humidité supérieure à 85%, les performances des deux espèces apparaissent relativement identiques, bien que légèrement supérieures pour *A. hebraeum*. Cette différence est difficilement interprétable étant donné la variabilité qu'il peut exister entre expérimentateurs dans l'étude de ces traits de vie et devrait être confirmée par d'autres études.

La ponte et l'éclosion des œufs d'*A. hebraeum* apparaissent être plus adaptées aux conditions d'humidité faible (inférieure à 85%) que celles d'*A. variegatum* lorsque la température est proche de 25°C. Cependant la limite inférieure d'humidité permettant l'éclosion des œufs des deux espèces n'est pas identifiée précisément étant donné les conditions expérimentales.

Aux conditions de températures inférieures à 20°C et une humidité supérieure à 85%, bien que les performances de ponte et d'éclosion soient élevées pour les deux espèces, la durée de ces phases est considérablement allongée pour *A. hebraeum*, en particulier la période d'incubation, indiquant une moins bonne adaptabilité de cette espèce aux températures fraîches, au contraire d'*A. variegatum*.

- Métamorphoses larvaire et nymphale

Les données utilisées sont présentées dans l'annexe 1. Les deux études principales testant le succès des métamorphoses larvaire et nymphale aux différentes conditions climatiques sont celles de Barré (1989) pour *A. variegatum* et Norval (1977) pour *A. hebraeum*. Ils ont étudiés ces paramètres sur des lots de 40 à 70 larves gorgées (Barré 1989, Norval 1977), et 15 à 40 nymphes d'*A. hebraeum* (Norval 1977) et 60 nymphes gorgées d'*A. variegatum* (Barré 1989) par condition testée. Nous pouvons donc supposer que la précision avec ces effectifs est relativement correcte. Barré (1989) a observé que le succès de la métamorphose larvaire, contrairement à la métamorphose nymphale, dépendait de la durée du repas sanguin et du poids après gorgement. L'influence était faible : dans la suite, nous n'avons pas tenu compte de cet effet. Les figures 18 et 19 représentent le pourcentage de métamorphose des larves et des nymphes d'*A. variegatum* (Centurier & Klima 1979, Barré 1989) et d'*A. hebraeum* (Norval 1977) en fonction de la température et de l'humidité. La figure 20 représente la durée des métamorphoses larvaire et nymphale, c'est-à-dire le temps écoulé entre le détachement des hôtes et la fin de la mue (rupture de l'exuvie).

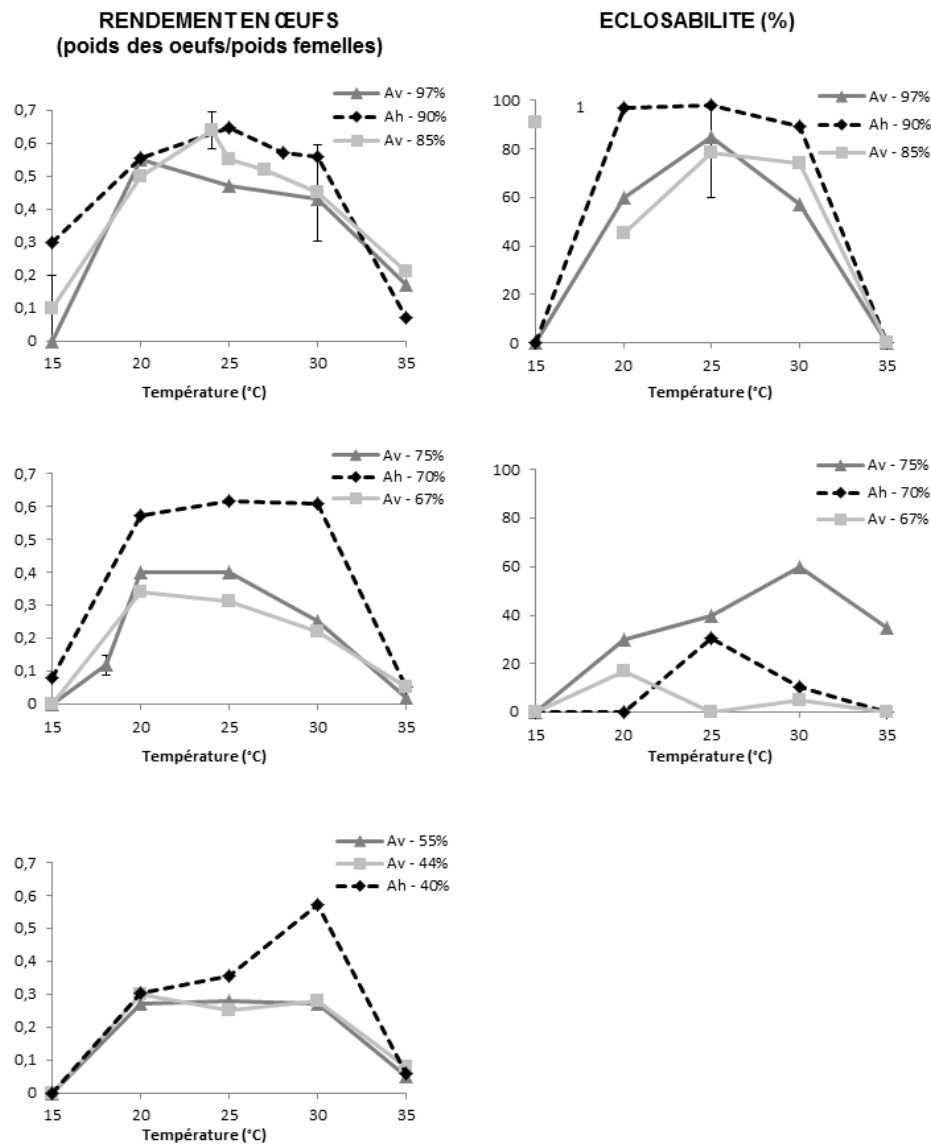


Figure 16: Rendement en œufs et éclosabilité pour *A. variegatum* et *A. hebraeum* selon la température (°C) et l'humidité relative (%). <sup>1</sup> pourcentage d'éclosion des œufs à 15°C dans l'étude de Dipeolu & Adeyafa (1984), alors qu'aucun œuf n'a été pondue dans l'étude de Barré (1989) et Centurier & Klima (1979). Av: *A. variegatum*, Ah: *A. hebraeum*

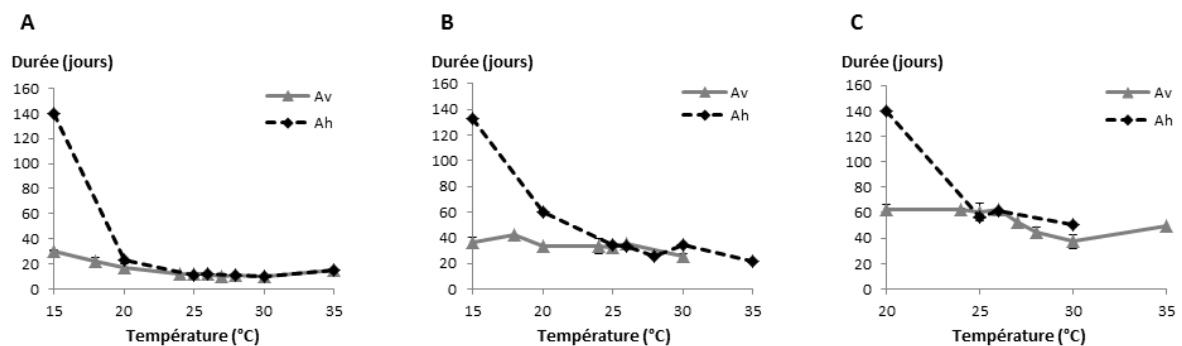


Figure 17: Durée moyenne des périodes de (A) préoviposition, (B) ponte et (C) d'incubation en fonction de la température (°C). Av: *A. variegatum*, Ah: *A. hebraeum*

Les larves gorgées des deux espèces étaient plus sensibles aux faibles humidités que les nymphes gorgées. Pour la métamorphose larvaire des deux espèces, les conditions étaient optimales à des températures situées entre 25 et 30°C et à une humidité relative comprise entre 70 et 90%. Le succès de la métamorphose larvaire d'*A. hebraeum* a diminué à des températures plus faibles (entre 20 et 25°C), alors qu'il est resté très élevé pour les larves d'*A. variegatum*. A 20°C, la durée de la métamorphose était plus élevée pour les larves d'*A. hebraeum* que pour celles d'*A. variegatum* (14 j de différence en moyenne), alors que pour les autres conditions elle était similaire. Le succès de la métamorphose larvaire a diminué pour les deux espèces avec l'humidité relative inférieure à 70-75%. Cette diminution était similaire pour les deux espèces à 25°C mais était plus marquée chez *A. variegatum* à 30°C et encore plus à 35°C, indiquant potentiellement une meilleure résistance des larves d'*A. hebraeum* aux conditions sèches et chaudes.

Les conditions optimales pour la métamorphose nymphale des deux espèces étaient une température de 20 à 35°C et une humidité de 40% à 85%. Le succès de la métamorphose nymphale n'a pas été testé pour des humidités inférieures et donc la limite de tolérance de ces stases aux humidités faibles est inconnue. Dans des conditions très humides avec une humidité relative d'au moins 90%, le pourcentage de mue nymphale semblait plus faible pour les deux espèces, avec un effet plus marqué pour *A. hebraeum*. La durée de la mue nymphale était similaire pour les deux espèces sauf à 20°C où elle était plus élevée pour *A. hebraeum* (26 j de différence en moyenne).

A 15°C, la métamorphose des larves et des nymphes gorgées était interrompue pour les deux espèces. Cependant, un faible pourcentage des tiques *A. hebraeum* était capable de muer au bout de 6 mois pour les larves et 9 mois pour les nymphes (Norval 1977). Barré (1989) a placé des larves et des nymphes gorgées d'*A. variegatum* à 15°C pendant 3 mois et aucune n'a mué. Il les a ensuite remis à une température optimale à 25°C: 23% des larves et 35% des nymphes ont fini leur métamorphose. La survie des nymphes gorgées d'*A. variegatum* était faible si elles étaient maintenues trop longtemps à une faible température : plus de 50% de mortalité si les nymphes étaient laissées plus de 13 j à 6,2°C, et plus de 4 j à 3,6°C (Stachurski, communication personnelle). Des nymphes gorgées d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* ont été laissées en conditions de terrain en période hivernale respectivement à Madagascar (1200 m à 1960 m d'altitude, Stachurski, communication personnelle) et à Grahamstown en Afrique du Sud (Norval 1977) où les températures moyennes minimales et maximales pour ces deux sites sont comprises entre 5 et 19°C. Une mortalité de 25-30% et 57% a été enregistrée respectivement pour les nymphes d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* dans leur site d'étude respectif, montrant une certaine tolérance au froid pour les deux espèces. Ces données ne permettent cependant pas de déterminer une éventuelle différence de tolérance au froid des nymphes gorgées des deux espèces.

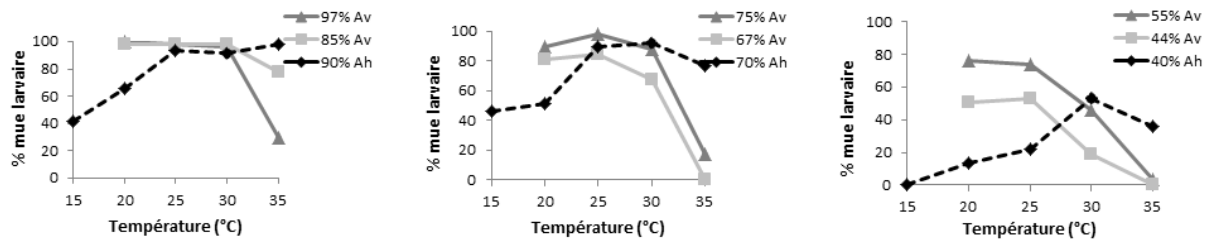


Figure 18: Succès de métamorphose larvaire en fonction de la température et de l'humidité relative. Av: *A. variegatum*, Ah: *A. hebraeum*

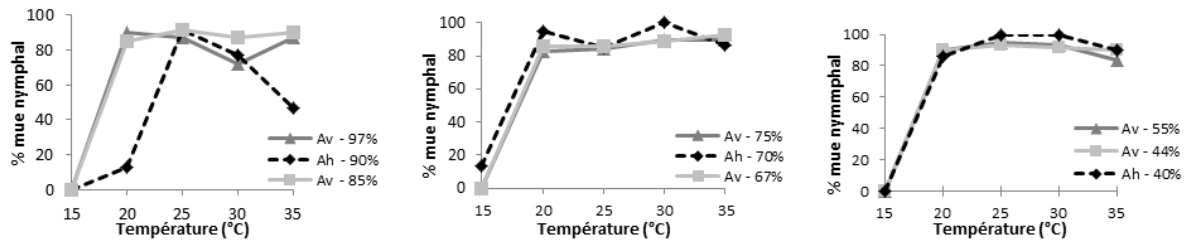


Figure 19: Succès de la métamorphose nymphale en fonction des conditions de température et d'humidité relative. Av: *A. variegatum*, Ah: *A. hebraeum*

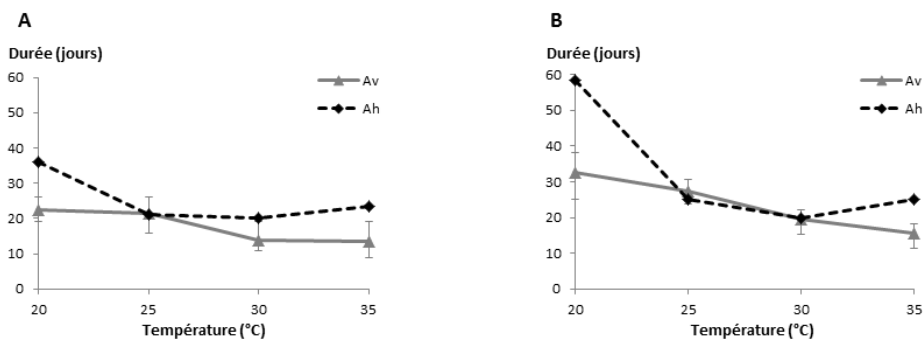


Figure 20: durée de la métamorphose (A) larvaire, et (B) nymphale en fonction de la température. Av: *A. variegatum*, Ah: *A. hebraeum*

Comme pour les traits de vie liés à la ponte et à l'éclosion des œufs, *A. variegatum* semble plus adapté aux températures fraîches autour de 20°C qu'*A. hebraeum* en ce qui concerne les paramètres liés aux métamorphoses larvaire et nymphale (meilleur succès de métamorphose larvaire, durée plus courte des métamorphoses). A l'inverse, aux températures élevées, supérieures à 30°C, *A. hebraeum* aurait un meilleur succès de métamorphose larvaire, en particulier lorsque l'humidité diminue.

- Survie des stases à jeun

Les larves, nymphes et adultes à jeun peuvent survivre des mois dans l'environnement. Par exemple, lorsqu'elle ont été mises dans les conditions naturelles, la longévité moyenne des tiques était de 4, 9 et 15 mois pour les larves, nymphes et adultes d'*A. variegatum* en Guadeloupe (Barré 1989), et de 5, 13-15 et 8-12 mois pour les larves, nymphes et adultes d'*A. hebraeum* à Grahamstown en Afrique du Sud (Norval 1977). Si les tiques sont placées dans des conditions d'humidité inférieures à



la valeur critique CEA, elles perdent progressivement de l'eau par transpiration jusqu'à mourir de dessiccation. Sur le terrain, l'humidité relative varie au cours du nyctémère. Elle est notamment élevée pendant la nuit, permettant aux tiques d'absorber de l'eau et donc de survivre longtemps dans l'environnement. En conditions constantes de laboratoires, la survie est inférieure à celle observée sur le terrain (Barré, données non publiées, Norval 1977, Osman & Campbell 1978). Cependant, des études en conditions constantes de laboratoire permettent de comparer la résistance à la dessiccation des deux espèces.

La survie des larves, nymphes et adultes à jeun des deux espèces a été étudiée par Osman & Campbell (1978) à la température optimale de 25°C et sous différentes conditions d'humidité (Figure 21). Aux conditions d'humidité supérieures à 85%, la survie moyenne des différentes stases était élevée et relativement similaire pour les larves des deux espèces, mais plus élevée pour les nymphes d'*A. variegatum* que pour celles d'*A. hebraeum*. Pour les adultes, la survie des deux espèces était supérieure à la durée de l'étude (384 j). La survie moyenne diminuait fortement entre 83 et 85% d'humidité pour les larves et entre 75 et 81% pour les nymphes des deux espèces. Les larves et nymphes d'*A. hebraeum* survivaient plus longtemps que celles d'*A. variegatum*, la différence était cependant faible pour les larves (5 à 10 j), mais était plus importante pour les nymphes des deux espèces lorsque l'humidité relative était comprise entre 55 et 75% (environ 30 j de différence). Pour les adultes, la survie d'*A. variegatum* diminuait pour une humidité relative inférieure à 85%. Cette diminution était plus faible chez *A. hebraeum* : les adultes survivaient plus longtemps que ceux d'*A. variegatum*, en particulier entre 57 et 85% d'humidité relative. Osman & Campbell (1978) ont trouvé une valeur de CEA proche pour les deux espèces, un peu plus faible pour les adultes d'*A. hebraeum* que d'*A. variegatum* : elle était comprise entre 82 et 86% pour les mâles d'*A. hebraeum* vs 85 – 88% pour les mâles d'*A. variegatum*, et entre 80 et 84% pour les femelles d'*A. hebraeum* vs. 82 et 87% pour les femelles d'*A. variegatum*. Ils ont également mesuré la masse d'eau perdue des adultes à jeun mis sous différentes conditions d'humidité et ont trouvé une meilleure capacité de rétention d'eau des adultes d'*A. hebraeum* par comparaison avec ceux d'*A. variegatum*.

La survie des différentes stases a été étudiée sous d'autres conditions de température par Norval (1977) avec *A. hebraeum* et par Barré (1985, données non publiées) avec *A. variegatum* (Figure 22). Les conditions d'humidité étudiées étaient différentes dans ces deux études. Une grande variabilité des résultats peut exister selon l'étude et les conditions de l'expérience (nombre de tiques par tube, type de tubes utilisé, fréquence de manipulation, etc.), rendant difficile la comparaison des données entre ces deux études. Ainsi, Norval (1977) a observé une durée moyenne de survie beaucoup plus faible qu'Osman & Campbell (1978) et Fielden & Rechav (1977) aux mêmes conditions climatiques. De même, la survie moyenne observée par Barré (1985, données non publiées) pour *A. variegatum* était plus faible que celle observée par Osman & Campbell (1978). Les résultats de Norval (1977) et Barré (1985, données non publiées) semblaient indiquer une meilleure résistance des

larves, nymphes et adultes d'*A. hebraeum* qu'*A. variegatum* aux fortes températures (température entre 30 et 35°C) lorsque l'humidité est inférieure à 80%.

Ainsi, les tiques à jeun d'*A. hebraeum* apparaissent plus résistantes aux humidités faibles inférieures à 80-85%, et aux températures élevées supérieures à 30°C que celles d'*A. variegatum*.

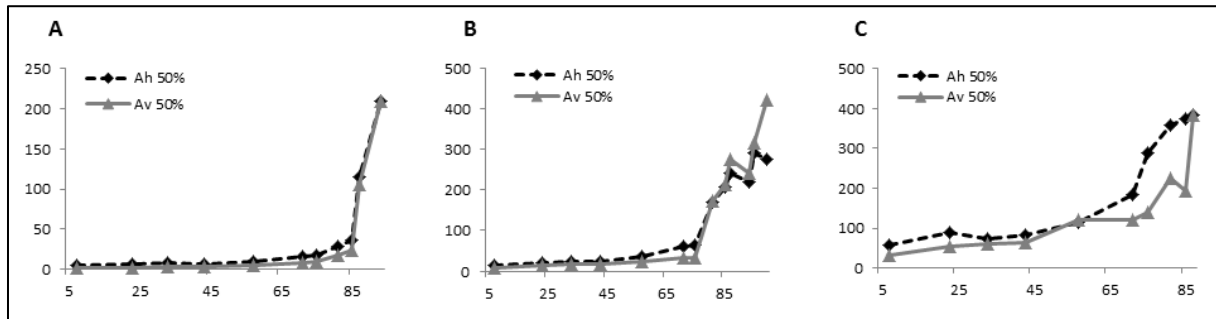


Figure 21: Survie moyenne des (A) larves, (B) nymphes et (C) adultes d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* pour différentes humidités et une température de 25°C d'après les données d'Osman & Campbell (1978)

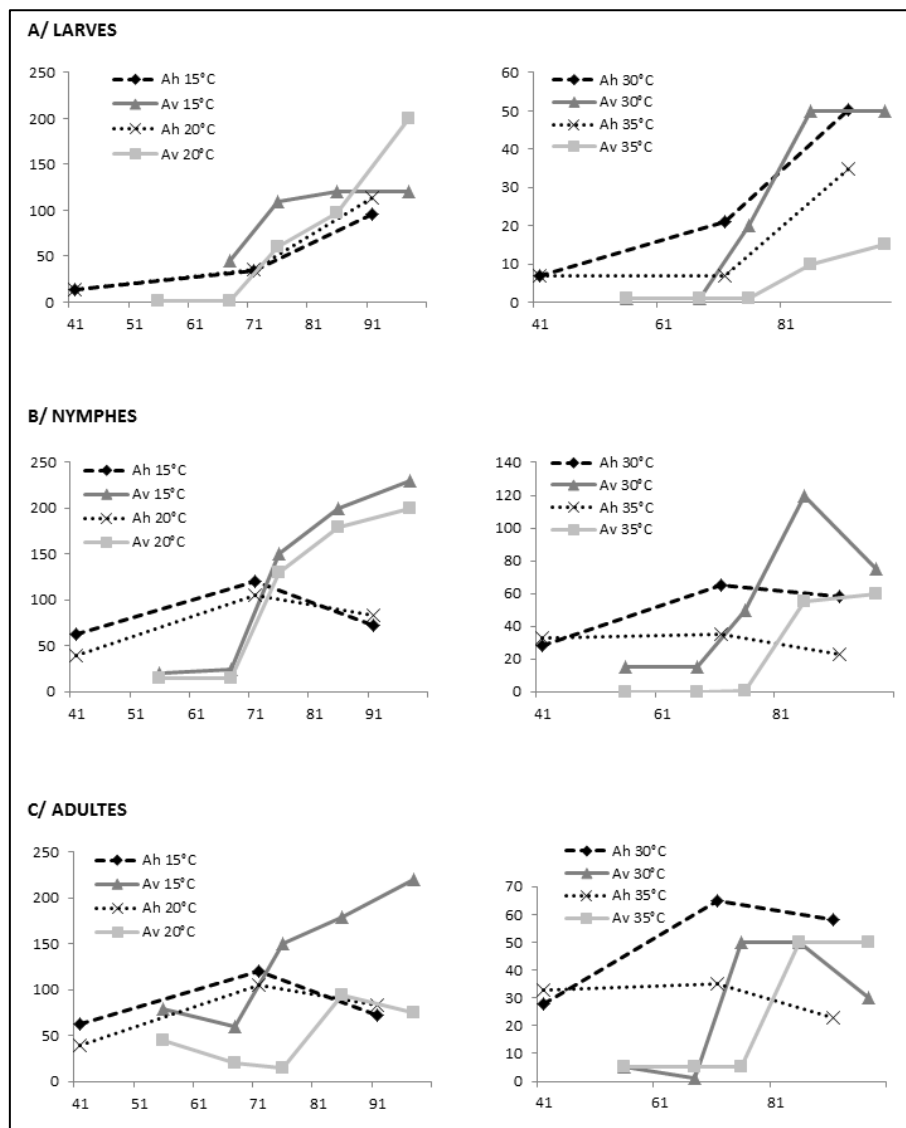


Figure 22: Survie moyenne des (A) larves, (B) nymphes et des (C) adultes d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* sous différentes conditions de température et d'humidité relative d'après les données de Barré (1985, non publiées) et Norval (1977)

- Survie des tiques immergées dans l'eau

Osman & Campbell (1978) ont testé l'influence de l'immersion de larves et nymphes gorgées d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* dans l'eau durant plusieurs heures (entre 10 et 72 heures) sur le succès de la métamorphose : 100% des nymphes des deux espèces ont mué. Au contraire, le succès de la métamorphose larvaire diminuait avec le temps d'immersion dans l'eau. L'effet était plus marqué pour *A. hebraeum* que pour *A. variegatum*, surtout après 36 h d'immersion (Figure 23). La quantité d'œufs pondus par des femelles d'*A. variegatum* immergée dans l'eau pendant 3 h était très élevée (Dipeolu & Ogunji 1980).

Au moment de la saison des pluies, des terrains où gisent les tiques peuvent être temporairement inondés. Une inondation temporaire durant moins de 36h ne semble pas affecter significativement les larves ou les nymphes gorgées des deux espèces, alors qu'au-delà, cela peut affecter majoritairement les larves d'*A. hebraeum*. Sur le terrain en Afrique, il est cependant difficile de déterminer l'importance de ce phénomène.

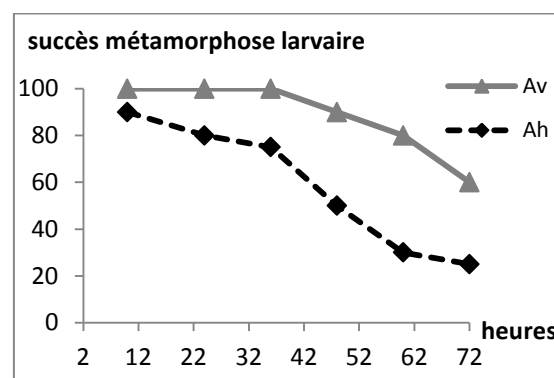


Figure 23: Survie des larves selon le temps d'immersion, d'après les données d'Osman & Campbell (1978)

- Synthèse

Les conditions optimales pour la survie et le développement, en laboratoire, apparaissent similaires pour les différentes stases des deux espèces : température de 20 à 30°C et humidité relative supérieure à 85% (cf. tableau 2). Cependant des différences sont apparues en dehors de ces gammes :

- les valeurs des traits de vie d'*A. variegatum* étaient meilleures que celles d'*A. hebraeum* entre 20 et 25°C : la survie des larves d'*A. hebraeum* était plus faible et la durée de la ponte, de l'éclosion des œufs, et des mues larvaires et nymphales était plus longue.
- *Amblyomma hebraeum* était mieux adapté aux conditions d'humidité relative inférieures à 80% : la capacité des femelles à pondre et la survie des différentes stases étaient meilleures que celles d'*A. variegatum* et la survie des larves était plus élevée aux températures supérieures à 30°C. Cette meilleure capacité de survie aux humidités faibles peut s'expliquer par une meilleure capacité de rétention de l'eau.

**Tableau 2: Conditions optimales et limites expérimentales pour *A. variegatum* et *A. hebraeum***

	<i>A. variegatum</i>		<i>A. hebraeum</i>	
	Conditions optimales	Limites	Conditions optimales	Limites
<b>Ponte</b>	20 à 30°C HR ≥ 85%	[15 à 20°C ; 30 à 35°C] HR < 40%	20 à 30°C HR ≥ 70%	[15 à 20°C ; 30 à 35°C] HR < 40%
<b>Eclosion</b>	20 à 30°C HR ≥ 85%	[15 à 20°C ; 30 à 35°C] 70 < HR < 85%	20 à 30°C HR ≥ 90%	[15 à 20°C ; 30 à 35°C] 70 < HR < 90%
<b>Mue des larves</b>	20 à 30°C HR ≥ 70%	[15 à 20°C ; 30 à 35°C] HR < 44%	25 à 35°C HR ≥ 70%	[15 à 20°C ; 35 à 40°C] HR < 40%
<b>Mue des nymphes</b>	20 à 35°C HR ≥ 44%	[15 à 20°C ; > 35°C] HR < 44%	20 à 35°C HR ≥ 44%	[15 à 20°C ; > 35°C] HR < 40%

### Habitat

Les deux espèces sont retrouvées dans une grande variabilité d'habitats, comme des prairies ou savanes boisées avec un couvert végétal assez haut, ou des prairies humides (Petney *et al.* 1987). Mais elles sont absentes des zones sans couvert végétal important comme des prairies à herbe rase, ou des savanes ouvertes : il est probable que la température et l'humidité au sol y soient trop élevées pour permettre la survie des deux espèces. *Amblyomma variegatum* a également été trouvé dans la forêt équatoriale (Elb & Anastos 1966).

*Amblyomma hebraeum* a été trouvé jusqu'à une altitude de 1525 m en Afrique du Sud, et dans des zones avec une pluviométrie comprise entre 300-400 et 800 mm. *Amblyomma variegatum* a été trouvé jusqu'à 2590 m d'altitude, et dans des zones avec une pluviométrie comprise entre 400-750 mm et 2800 mm (Petney *et al.* 1987).

#### *2.1.3. Niche temporelle*

En Afrique du sud-est, les deux espèces ont généralement une saisonnalité marquée, variant selon les régions en fonction des conditions climatiques. De manière générale, les adultes ont leur pic d'activité pendant la saison des pluies, qui dure globalement d'octobre à avril. Les larves sont généralement plus abondantes sur les animaux à la fin de la saison des pluies, entre janvier et avril, et les nymphes en saison sèche entre avril et août (Petney *et al.* 1987). Dans quelques régions, il a également été observé un deuxième pic d'activité des immatures en novembre-décembre. Cela

concerne *A. variegatum* en Tanzanie (Sukumuland) (Yeoman 1968 lu dans Petney *et al.* 1987) et *A. hebraeum* dans la province Eastern Cape en Afrique du Sud (Rechav 1982) et au Botswana (Paine 1982). En dehors de ces périodes de pic de présence, les adultes et immatures peuvent soit être observés à un niveau d'infestation faible ou modérément élevé, comme au Zimbabwe pour les deux espèces (Norval 1983), ou au sud du Mozambique pour *A. hebraeum* (Arnold & Travassos Santos Dias 1983), ou soit être rarement observés comme dans la région Natal en Afrique du Sud pour *A. hebraeum* (Baker & Ducasse 1967).

Cette saisonnalité observée est liée à des phénomènes de régulation du cycle des deux espèces qui permettent aux stades les plus sensibles à la dessiccation, les œufs et les larves, d'être présents dans le milieu extérieur lorsque les conditions sont les plus favorables à leurs survie et développement (i.e. pendant la saison des pluies). Différents mécanismes interviendraient à plusieurs étapes du cycle. L'entrée en activité des adultes à jeun en début de saison des pluies et la ponte des œufs seraient alors régulées par les conditions climatiques ou la durée de la photopériode. L'entrée en activité des mâles et femelles seraient régulé par différents mécanismes, les mâles entrant en activité avant la tombée des premières pluies, lorsque l'humidité au sol est suffisamment élevée, alors que les femelles n'infestent massivement les animaux qu'après les premières pluies. Des phénomènes de diapause entraînant un retard de la ponte (prolongation de la période de pré-oviposition) ont été observés chez les deux espèces lorsque les conditions ne sont pas favorables (Pegram *et al.* 1988, Rechav 1982).

## **2.2. Compétition et différence des traits d'histoire de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum***

Dans un endroit donné, l'espèce dominante, dite la « plus compétitive » est celle ayant notamment des traits de vie plus « adaptés » aux conditions du milieu : une meilleur fitness liée aux conditions environnementales, une meilleur capacité à coloniser des animaux indemnes, ou une plus faible sensibilité aux prédateurs ou pathogènes. La coexistence ou l'exclusion des deux espèces localement et régionalement dépendent également de l'existence ou non d'une différenciation entre les deux espèces de leurs traits de vie, de leur capacité de dispersion et de colonisation de nouveaux territoires.

### *2.2.1. Influence du climat sur la fitness des deux espèces*

Dans les conditions optimales de température et d'humidité, les deux espèces montrent des paramètres de vie relativement semblables en termes de capacité de gorgement, d'éclosion des œufs et de réalisation de la mue. Cependant, les femelles gorgées d'*A. hebraeum* sont plus légères que les femelles gorgées d'*A. variegatum* et pondent légèrement moins d'œufs : Norval (1974) trouve que les

femelles d'*A. hebraeum* pondent en moyenne 14711 œufs (6366 – 18765 œufs, n=26 femelles) à 26°C et 90% d'humidité relative, alors que Barré (1989) trouve que les femelles d'*A. variegatum* pondent en moyenne 19961 œufs (16204 et 25644 œufs, n=13 femelles, données confirmées par Smith (1973) et Dipeolu & Ogunji (1980)).

La différence des traits d'histoire de vie des deux espèces en fonction des conditions climatiques ont été présentés au chapitre II.2.1.2.

### 2.2.2. Capacité de dispersion des deux espèces

La capacité de dispersion des tiques est liée à celle de leurs hôtes car, dans l'environnement, les tiques ne se déplacent que de quelques mètres au maximum (Barré 1989, Norval 1989). Les immatures peuvent être dispersés sur plusieurs milliers de kilomètres par les oiseaux migrateurs : des immatures d'*A. variegatum* ont ainsi déjà été trouvés sur des oiseaux en Europe, alors que l'espèce y est absente (Morel 1981). Les mouvements d'animaux vivants, en particulier s'ils ne sont pas traités contre les tiques avant leur exportation, est à l'origine de transfert de tiques sur de longues distances. C'est par ces mouvements d'animaux que la tique *A. variegatum* a été introduite en Guadeloupe puis en Martinique, et à Madagascar (Barré & Uilenberg 2010).

Localement, la dispersion des tiques est liée à la taille de l'habitat et la distance parcourue de leurs hôtes sauvages, et aux mouvements des animaux domestiques. La distance journalière parcourue par les bovins est fonction des habitudes locales, et de la disponibilité en pâtures et en eau. Ils peuvent ainsi parcourir jusqu'à une dizaine de kilomètres par jour en saison sèche pour trouver un point d'eau, alors qu'ils ne parcourent que 2-3 km en saison des pluies. Des phénomènes de transhumance peuvent aussi exister selon les régions. La distance et la fréquence de dispersion des tiques est donc très spécifique à chaque région.

Puisque les deux tiques se nourrissent sur les mêmes hôtes, elles devraient avoir la même capacité intrinsèque de dispersion. Cependant ces possibilités de dispersion (distance, fréquence) sont fonction des conditions régnant dans les zones où les deux espèces sont présentes.

### 2.2.3. Aptitude à coloniser des animaux indemnes d'*Amblyomma*

La colonisation d'animaux indemnes de tiques *Amblyomma* survient à deux occasions : lors de l'introduction de tiques dans un nouveau territoire, ou lorsque les animaux ont été traités contre les tiques. Les larves des deux espèces ont une attitude dite passive de recherche d'hôtes, attendant en haut des herbes le passage d'un hôte. Leur capacité à coloniser de nouveaux hôtes est probablement similaire entre les deux espèces. Au contraire, les nymphes et les adultes sont en recherche dite active des hôtes. Les stimulus permettant l'attraction des adultes vers les animaux indemnes ne sont pas

complètement élucidés pour les deux espèces. Le CO<sub>2</sub> émis par les hôtes permettrait l'activation des adultes et des nymphes, qui se mettraient alors en mouvement en recherche d'hôtes. Au contraire de ce qui se passe avec les nymphes, le CO<sub>2</sub> ne serait pas suffisant pour orienter les adultes vers les hôtes, du moins pour *A. hebraeum* et les *A. variegatum* provenant du Zimbabwe et du Kenya (Norval 1987, 1988b, Norval *et al.* 1989, Norval *et al.* 1992a, Anderson *et al.* 1998, Maranga *et al.* 2003). En revanche, en Guadeloupe, Barré *et al.* (1997, 1998) observent une bonne attraction des adultes d'*A. variegatum* vers les pièges à CO<sub>2</sub>. Cette différence de comportement entre les populations d'*A. variegatum* présentes en Afrique et dans les Antilles pourrait s'expliquer par une adaptation de ces dernières (ou sélection), améliorant leur capacité d'invasion de nouveaux territoires. Pour les *A. hebraeum* et *A. variegatum* africaines, d'autres substances émises par les hôtes (odeurs, métabolites du rumen, hormones...) interviendraient peut-être majoritairement pour orienter les tiques vers les hôtes non infestés (McMahon & Guérin 2000, Donzé *et al.* 2004).

D'après la littérature, il est difficile de savoir s'il existe une différence de capacité entre les deux espèces pour coloniser de nouveaux hôtes. Norval *et al.* (1992b) observent une légère différence de rapidité de la fixation des deux espèces sur des bovins indemnes, *A. hebraeum* étant le plus rapide. Sur moutons et lapins, la différence est plus marquée entre les deux espèces : alors que les mâles d'*A. hebraeum* se fixent rapidement et en proportion élevée sur moutons et lapins indemnes, peu de mâles d'*A. variegatum* se sont fixés. Cependant dans cette expérience, la différence d'attractivité des hôtes indemnes n'est pas testée sur les deux espèces, et on ignore si une des deux espèces est plus propice à infester rapidement les hôtes que l'autre. A l'inverse, les mâles d'*A. variegatum* une fois fixés sur l'hôte pourraient attirer plus rapidement les individus conspécifiques, car ils commencent à émettre les phéromones AAAP 3 jours plus tôt que les mâles d'*A. hebraeum* (Rechav *et al.* 1977, Norval & Rechav 1979, Barré *et al.* 1998), ce qui pourrait leur donner un avantage dans la colonisation des hôtes, surtout si le traitement acaricide des animaux est régulier tous les 15 jours.

#### 2.2.4. Sensibilité aux prédateurs et pathogènes

Comme nous l'avons vu dans le chapitre I.1.6.2, l'impact quantitatif des prédateurs et pathogènes sur les populations d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* est inconnu, même si la prédation est supposée induire une forte mortalité sur les stases gorgées. Les mentions disponibles sont le plus souvent des observations anecdotiques ou des études partielles testant la sensibilité d'une des deux espèces aux prédateurs et pathogènes. Actuellement nous ne savons pas si les deux espèces présentent une même sensibilité aux prédateurs ou pathogènes, ou si une espèce peut être limitée par la présence d'un prédateur - bien qu'improbable, les prédateurs étant généralistes - ou un pathogène. Les interactions espèces-pathogènes sont le plus souvent spécifiques et il peut en effet être envisagé une différence de sensibilité entre les deux espèces. De plus, certaines espèces de tiques, dont *A. variegatum*, sécrètent des substances, des allomones, agissant comme répulsifs sur les fourmis,

prédateurs importants des tiques (Yoder *et al.* 1993, Pavis *et al.* 1994, Yoder & Domingus 2003). La substance secrétée par *A. variegatum* aurait également un effet antibactérien, notamment contre *Bacillus thuringiensis*. La sécrétion d'une telle substance par *A. hebraeum* n'a pas été étudiée. Si les sécrétions émises par les deux espèces induisent des effets protecteurs différents envers les fourmis ou autres prédateurs et bactéries, la survie d'une espèce pourrait être supérieure à l'autre, lui conférant ainsi un avantage compétitif.

### **2.3. Potentiels mécanismes de compétition interspécifique entre *A. variegatum* et *A. hebraeum***

*Amblyomma variegatum* et *A. hebraeum* sont des espèces proches, se nourrissant sur les mêmes hôtes, et qui ont un système communicatif similaire incluant la production de phéromones AAAP. Dans ce chapitre, nous explorons les mécanismes potentiels d'interaction entre ces deux espèces : interactions directes par interférence communicative ou reproductive, ou interactions indirectes impliquant une compétition pour les hôtes, ou le partage de prédateurs ou pathogènes communs.

#### *2.3.1. Compétition directe par interférence entre les mâles*

Les phéromones AAAP émises par les mâles des deux espèces agissent sur l'attraction longue distance (attractivité vers l'hôte), courte distance (agrégation), et sur la fixation des autres individus (mâles et femelles). Ces phéromones pourraient avoir un effet interspécifique soit attractif, soit répulsif, et dans ce dernier cas pourrait empêcher la fixation de l'autre espèce sur l'hôte. Quelques essais ont été conduits pour déterminer l'influence de la présence d'une des deux espèces sur l'autre en mesurant l'attraction, l'agrégation et la fixation des individus attirés :

- par des mâles fixés sur des hôtes
- par des extraits de phéromones préparés en laissant macérer des mâles dans de l'éther diéthylique.

Dans la deuxième situation, la composition et la quantité des phéromones extraites sont sensibles à la méthode de préparation. De plus, il est possible que des mâles d'une espèce produisent des phéromones répulsives (allomones) en réaction à la présence de l'autre espèce. Il n'est donc pas certain que cette situation reproduise le processus biologique réel.

#### Effets interspécifiques sur l'attraction longue distance (3-4m)

Les mâles et femelles des deux espèces, relâchés à 4 mètres de la source d'émission, ont été attirés autant par les extraits de mâles hétérospécifiques que de mâles conspécifiques (Yunker *et al.* 1990). Un seul essai étudiant l'attractivité des tiques fixées sur des hôtes sur l'autre espèce a été conduit (attractivité des mâles d'*A. variegatum* sur les mâles et femelles d'*A. hebraeum*), mais n'a pas



été concluant car les tiques étaient fixées sur des lapins émettant probablement une trop faible quantité de CO<sub>2</sub>, nécessaire à l'activation des tiques (Yunker *et al.* 1990). Cette étude a cependant montré que des mâles et femelles d'*A. hebraeum* ont été attirés vers des hôtes infestés par les mâles d'*A. variegatum*.

#### Effets interspécifiques sur l'agrégation (20 cm)

Les mâles et femelles d'*A. hebraeum* sont attirés par les extraits de phéromones hétérospécifiques quand ils sont lâchés à 20 cm de la source d'émission. Au contraire, les deux sexes d'*A. variegatum* le sont peu, avec un effet non attractif plus marqué chez les mâles (Norval *et al.* 1992d).

#### Effets interspécifiques sur la fixation des individus

Après avoir déposé les extraits de phéromones sur une oreille de lapin, Norval *et al.* (1991b) ont confiné les tiques dans un sac et compté le nombre de tiques fixées après 24h. En l'absence de phéromones, peu d'individus se sont fixés. Les mâles d'*A. hebraeum* se sont fixés autant en présence d'extraits de phéromones conspécifiques qu'hétérospécifiques. Au contraire, les mâles d'*A. variegatum* ont eu un pourcentage de fixation plus faible en présence de phéromones hétérospécifiques (36% des mâles) que conspécifiques (73%).

Les femelles ont besoin d'un contact physique avec les mâles pour se fixer, surtout les femelles d'*A. variegatum* (Rechav *et al.* 1982, Norval *et al.* 1991b). Rechav *et al.* (1982) ont analysé la fixation des femelles d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum* sur lapins en présence de mâles conspécifiques, ou hétérospécifiques, ou des deux. Alors que les femelles d'*A. hebraeum* se fixent autant en la présence unique des mâles hétérospécifiques que conspécifiques, les femelles d'*A. variegatum* se fixent moins en présence des mâles hétérospécifiques (Rechav *et al.* 1982). La présence des femelles hétérospécifiques n'empêche pas leur fixation (Rechav *et al.* 1982).

#### Comparaison de la composition des phéromones AAAP d'*A. variegatum* et *A. hebraeum*

Les phéromones des deux espèces seraient constituées majoritairement des mêmes constituants : o-nitrophénol (ONP), méthyl salicylate (MS), benzaldéhyde, acide nonanoïque et 2,6 dichlorophénol (2, 6 DCP). Cependant ces composants sont présents en des proportions différentes chez les deux espèces. Le MS est présent en très faible quantité chez *A. hebraeum*, comme le benzaldéhyde chez *A. variegatum* (Price *et al.* 1994). De plus, le ONP et l'acide nonanoïque sont présents en plus grande quantité chez les mâles d'*A. variegatum* que chez les mâles d'*A. hebraeum* (Price *et al.* 1994). D'autres composants, en petite quantité, ont été trouvés uniquement chez *A. hebraeum* (acides heptanoïque et octanoïque) ; 1-octen-3-ol a de son côté été trouvé chez *A. variegatum* (McMahon *et al.* 2001).

Le rôle de chacun de ces constituants sur l'induction de l'attraction, l'agrégation ou la fixation des individus a été étudié individuellement ou en mixtures. Une mixture de l'ensemble de ces

composants n'inhibe pas la réponse d'attraction longue distance entre les deux espèces. Il est intéressant de noter que l'ajout du benzaldéhyde dans ces mixtures diminue la réponse d'agrégation des mâles et femelles d'*A. variegatum*, mais pas l'attachement. Ce composé est produit en grande quantité par les mâles d'*A. hebraeum* uniquement, et induit l'agrégation et l'attachement d'*A. hebraeum*, ce qui n'est pas le cas d'*A. variegatum*. A l'inverse, l'ajout du MS, composant produit en grande quantité uniquement par *A. variegatum*, dans des mixtures ne diminue pas les réponses d'agrégation et d'attachement d'*A. hebraeum*, confirmant les résultats obtenus avec les extraits de phéromones.

### Conclusion et perspectives

En conclusion, les deux espèces induiraient une attraction mutuelle longue distance vers l'hôte, au moins avec les quantités de phéromones testées correspondant à 5 individus. La réponse d'agrégation et de fixation des mâles et femelles d'*A. variegatum* apparaît être plus faible en présence des phéromones mâles d'*A. hebraeum*, que celle des individus d'*A. hebraeum* en présence des phéromones des mâles d'*A. variegatum*. Cet effet pourrait être dû au benzaldéhyde, composant produit en grande quantité par les mâles d'*A. hebraeum*. Ces résultats indiquent donc l'existence d'une interférence communicative entre les deux espèces, avec potentiellement un effet moins attractif des mâles d'*A. variegatum* par les mâles d'*A. hebraeum* une fois présents sur l'animal. Cependant, cet effet répulsif détecté dans les expériences conduites n'inhibe pas totalement la réponse d'agrégation et de fixation des mâles. L'attraction des mâles d'*A. variegatum* n'a pas été testée en présence des deux mâles : il n'est donc pas certain que cet effet répulsif persiste si des mâles d'*A. variegatum* sont déjà fixés. Il est difficile de déduire de ces observations l'effet de ces phénomènes sur les dynamiques de populations des deux espèces (compétition). D'autres éléments devraient être étudiés et vérifiés. Il serait alors intéressant :

- d'étudier l'existence d'un effet dose-réponse de l'attraction, l'agrégation et la fixation des individus en fonction du nombre de mâles hétérospécifiques présents ;
- de comparer les réponses de l'attraction, l'agrégation et la fixation des individus lorsqu'ils sont en présence des mâles des deux espèces et lorsqu'ils sont en présence des mâles conspécifiques seulement ;
- et de déterminer l'impact potentiel d'une compétition par interférence sur les dynamiques de population (impact sur la fitness).

#### 2.3.2. *Compétition directe par interférence reproductive*

L'effet de la présence des mâles hétérospécifiques sur l'attraction longue distance, l'agrégation et l'attachement des femelles a été discuté précédemment (cf. ch II. 2.3.1). Nous

discuterons ici des processus de reconnaissance des individus conspécifiques en vue de l'accouplement, intervenant après la fixation des femelles.

Rechav *et al.* (1982) ont réalisé des expériences de croisements interspécifiques sur lapin, hôte non naturel pour les adultes, en mettant :

- des femelles de chacune des deux espèces en présence uniquement de mâles hétérospécifiques ou conspécifiques (autant d'individus de chaque sexe),
- les deux espèces de femelle en présence de mâles d'une espèce (autant d'individu de chaque sexe)
- les femelles et les mâles des deux espèces mis en nombre égal.

En présence uniquement du mâle hétérospécifique, un pourcentage élevé des femelles des deux espèces s'accouple, qu'elle soit en présence ou non des autres femelles, ce nombre étant légèrement plus faible que celui observé avec les mâles conspécifiques. Il n'y a pas de différence significative du nombre de couples hétérospécifiques formées par les femelles d'*A. variegatum* et *A. hebraeum*. Dans l'expérience réalisée en présence des mâles des deux espèces, peu de femelles se sont fixées, et elles forment plus souvent des couples conspécifiques qu'hétérospécifiques. Il n'y a pas non plus de différence significative du nombre de couples hétérospécifiques formés par les femelles d'*A. variegatum* et *A. hebraeum*. Les auteurs expliquent ce faible taux de fixation par le temps insuffisant laissé aux femelles pour se fixer, même si des expériences faites précédemment montrent que cela aurait dû être suffisant. Cela pourrait également s'expliquer par un nombre de tiques trop important mis par lapin (20 femelles et 20 mâles au total) ou par le fait que le lapin n'est pas l'hôte naturel des adultes.

Les couples hétérospécifiques génèrent des œufs stériles (Rechav *et al.* 1982, Clarke & Pretorius 2005). Rechav *et al.* (1982) observent un nombre différent de chromosomes entre *A. variegatum* et *A. hebraeum* pouvant expliquer la stérilité des croisements.

L'expérience de Rechav *et al.* (1982) montre donc qu'*A. variegatum* et *A. hebraeum* peuvent former des couples hétérospécifiques, les mâles d'*A. variegatum* avec les femelles d'*A. hebraeum*, et les mâles d'*A. hebraeum* avec les femelles d'*A. variegatum*, et qu'il n'y aurait apparemment pas d'asymétrie dans le nombre de couples hétérospécifiques formés. Cependant, considérant le faible nombre de femelles fixées dans cette expérience, et le fait qu'elles sont confinées dans un sac (donc plus ou moins forcées de se fixer), il est difficile de déduire de cette expérience le degré d'isolation sexuelle entre les deux espèces, et le degré de symétrie de cette interaction. La formation de couples hétérospécifiques implique une discrimination spécifique imparfaite du partenaire sexuel lors des différentes étapes conduisant à l'accouplement : l'attraction, l'agrégation, la fixation et la reconnaissance du partenaire sexuel lors du contact physique. Cela représente plusieurs barrières ou filtres avant l'insémination. A chacune de ces étapes, le degré de différenciation spécifique est probablement dépendant de l'abondance relative des deux espèces présentes. Les expériences

conduites révèlent néanmoins une potentielle différence de la discrimination spécifique par les deux espèces aux différentes étapes. L'agrégation et la fixation des femelles d'*A. variegatum* seraient plus faibles en présence des mâles d'*A. hebraeum*, alors que les femelles d'*A. hebraeum* ne semblent pas différencier les deux mâles lors de cette étape. Cependant, une fois fixées auprès des mâles, les femelles d'*A. hebraeum* semblent former des couples hétérospécifiques moins fréquemment que les femelles d'*A. variegatum* (Rechav *et al.* 1982). Les mâles d'*A. variegatum* ou les femelles d'*A. hebraeum* auraient donc une plus grande aptitude à discriminer le partenaire sexuel lors du contact physique que les mâles d'*A. hebraeum* ou les femelles d'*A. variegatum*: ceci pourrait s'expliquer par la composition des phéromones émises par les deux femelles. Les phéromones des femelles d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* ont un composé commun (2, 6 DCP) et deux composés détectés uniquement chez *A. hebraeum* (benzaldéhyde et acide nonanoïque) (Price *et al.* 1994). Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, le benzaldéhyde diminue l'agrégation des mâles d'*A. variegatum*. Il est possible alors que les phéromones émises par les femelles d'*A. hebraeum* attirent peu les mâles d'*A. variegatum* (attraction sur des courtes distance), expliquant le faible nombre de couples formés alors que les femelles sont fixées à proximité de ceux-ci lors de l'expérience de Rechav *et al.* (1982). Un tel phénomène ne se produirait pas pour les mâles d'*A. hebraeum* envers les femelles d'*A. variegatum*.

En conclusion, des croisements interspécifiques entre *A. variegatum* et *A. hebraeum* sont possibles et génèrent des œufs stériles. De tels croisements n'ont cependant pas été observés sur le terrain. Le degré d'isolation sexuelle entre les deux espèces est inconnu et est le résultat de différents processus de discrimination interspécifique intervenant au niveau de l'attraction, de l'agrégation, de la fixation et de la reconnaissance physique et hormonale des individus. Les premières expériences conduites révèlent des différences dans la discrimination du partenaire sexuel par ces deux espèces lors des différentes étapes mais ne mettent pas en évidence une asymétrie dans le nombre de couples hétérospécifiques formés. Cependant, des études supplémentaires sont nécessaires pour déterminer l'impact de cette interférence reproductive sur la dynamique de population des deux espèces, et la symétrie de cette interférence.

### 2.3.3. *Compétition indirecte entre A. variegatum et A. hebraeum*

En fonction du mécanisme principal régulant la dynamique de population de ces deux espèces, cette dynamique et l'abondance respective des deux tiques peuvent être étroitement liées. Différents mécanismes de compétition sont envisageables.

Les deux espèces ont les mêmes préférences trophiques. Il peut donc être envisagé une compétition pour les hôtes entre les deux espèces. Si la régulation des populations des deux espèces

est liée en premier lieu aux réactions immunitaires densité-dépendante de l'hôte, deux situations peuvent être considérées : i/ il y a développement par les hôtes d'une protection immunitaire croisée entre les deux espèces et par conséquent la charge maximale populationnelle des tiques (densité de tiques dans un habitat donné à l'équilibre) dépend de la densité des deux espèces ; ou ii/ les réactions immunitaires développées par l'hôte est spécifique de chaque espèce, et donc la charge maximale populationnelle des tiques est indépendante de l'autre espèce, et il n'y a pas compétition pour les ressources. Une des deux espèces pourrait induire une réaction immunitaire de l'hôte dirigée préférentiellement vers l'autre espèce, comme cela est suspecté entre *R. microplus* et *R. decoloratus* (Norval & Short 1984). Cependant, lorsqu'Heller-Haupt *et al.* (1996) ont testé l'induction d'une réaction immunitaire croisée développée par des lapins ou cochons d'inde en réalisant une primo-infestation par une espèce puis la seconde infestation par l'autre espèce, aucune réaction immunitaire croisée significative n'a été observée entre les deux espèces en analysant le poids des nymphes, des femelles gorgées, ou des œufs pondus. D'autres expériences sont cependant nécessaires en utilisant les hôtes préférentiels des tiques, et en faisant varier la densité des tiques et le nombre d'infestations successives pour conclure sur l'existence d'une réaction immunitaire croisée induite par les deux espèces. Cependant, cet effet est probablement peu important étant donné que les réactions immunitaires homospécifiques induites par ces espèces sont assez faibles. Si les populations de ces deux espèces sont régulées principalement par les réactions d'hypersensibilité locales de l'hôte, les deux espèces ayant les mêmes sites de fixations peuvent entrer en compétition pour la place sur l'hôte. Cette compétition est alors renforcée si cet hôte a la même attractivité pour les deux espèces, ou s'il y a attractivité entre les deux espèces de tiques. Sur le terrain, on observe couramment que les mêmes individus sont fortement infestés par différentes espèces de tiques, indiquant une attractivité des hôtes commune aux différentes espèces (Kaiser *et al.* 1982, Rechav 1987, Rechav *et al.* 1990).

Il peut également être envisagé une compétition apparente entre les deux espèces due au partage de mêmes prédateurs ou pathogènes. Les deux espèces ont probablement les mêmes prédateurs : l'augmentation de l'abondance d'une des deux espèces peut entraîner un changement de préférence des prédateurs pour leurs proies, augmentant ainsi le niveau de prédation sur les deux espèces. L'espèce en abondance inférieure souffre plus de l'effet de la prédation que l'espèce abondante et peut donc être amenée à disparaître du fait d'une augmentation de sa susceptibilité aux effets stochastiques lorsque sa densité devient trop faible (Chase & Leibold 2003). Un pathogène commun aux deux espèces peut similairement être responsable de la disparition d'une des deux espèces. Un autre mécanisme peut être envisagé. Les deux espèces peuvent être porteuses d'un même pathogène, mais la sensibilité de l'espèce compétitivement dominée est supérieure à celle de l'espèce dominante. Ainsi l'espèce dominée est amenée à disparaître des zones où ce pathogène circule (Bull 1991).

### 3. SYNTHÈSE ET HYPOTHÈSES SUR LES DÉTERMINANTS DE LA PARAPATRIE ENTRE LES DEUX ESPÈCES

Dans les chapitres précédents, nous avons vu que les deux espèces se nourrissent sur les mêmes hôtes au niveau des mêmes sites de fixation, peuvent survivre sous des conditions climatiques identiques et dans les mêmes types d'habitat. De plus, les différentes stases des deux espèces sont globalement présentes sur les animaux aux mêmes périodes de l'année. Des petites différences de saisonnalité pourraient cependant exister entre les deux espèces si elles étaient présentes au même endroit, puisqu'elles ont une survie différente sous certaines conditions climatiques, ou peuvent avoir des mécanismes régulateurs de leur cycle différents. Ainsi, *A. variegatum* et *A. hebraeum* partagent une grande partie de leur niche trophique, climatique, environnementale, et temporelle. Cependant, sur le terrain les distributions des deux espèces se chevauchent très peu et *A. hebraeum* est présent dans des zones plus sèches qu'*A. variegatum*. Alors que l'absence d'*A. variegatum* au sud peut être dû à une faible survie des œufs et larves aux conditions sèches et chaudes, *A. hebraeum* survit très bien aux conditions humides et chaudes, et aux températures froides en laboratoire. Il est possible que d'autres conditions environnementales non étudiées ou non mises en évidence au laboratoire limitent la présence d'*A. hebraeum* dans les zones humides qu'*A. variegatum* occupe : des variations importantes de la température, ou une pluviométrie forte pourraient limiter différemment la survie des deux espèces.

La compétition entre les deux espèces est également une hypothèse à envisager pour expliquer leur parapatrie lorsque l'on considère le chevauchement important de leurs niches, la similarité de leur système de communication et la mise en évidence de phénomènes d'interactions entre elles. Selon le principe de Gause (1936), deux espèces ayant exactement la même niche écologique s'excluent via une compétition pour les ressources, ou une compétition apparente faisant intervenir d'autres espèces, prédateurs ou pathogènes. Cette exclusion se réalise à une large échelle spatiale si l'espèce dominée a une capacité de dispersion inférieure ou similaire à l'espèce dominante, et si l'hétérogénéité environnementale du paysage n'induit pas une hétérogénéité spatiale de la fitness compétitive des deux espèces (dans la zone étudiée, c'est toujours la même espèce qui a l'avantage compétitif sur l'autre). S'il y a compétition entre les deux espèces, l'espèce compétitivement dominante est celle ayant la meilleure fitness dans l'habitat considéré : cette fitness dépend des conditions environnementales impactant la survie et la reproduction des deux espèces, de l'avantage compétitif lié aux interactions interspécifiques, de l'immigration et de la sensibilité aux prédateurs et pathogènes. Cependant le mécanisme de régulation des populations d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* n'est pas connu, et on ignore donc si une telle compétition peut exister entre ces deux espèces. De plus, les données de la littérature ne permettent pas d'établir si le degré de chevauchement des niches, la similitude des traits d'histoire de vie des deux espèces et les interactions entre les deux espèces

peuvent entraîner une telle exclusion spatiale. D'autres mécanismes d'interactions directes entre les deux espèces peuvent jouer sur leur exclusion : interactions directe par interférence communicative réduisant la fixation des individus hétérospécifiques, ou par interférence reproductive générant des œufs stériles (et donc une perte de fitness). Les expériences réalisées montrent en effet que les phéromones produites par ces deux espèces ont un effet sur l'autre espèce : effet fortement attractif des phéromones des mâles *A. variegatum* sur *A. hebraeum*, et un effet apparemment faiblement attractif des phéromones des mâles *A. hebraeum* sur les individus *A. variegatum*. Ces effets d'interférence communicative peuvent également impacter sur la fréquence de formation de couples hétérospécifiques. Des études complémentaires sont cependant nécessaires pour déterminer l'importance de ces interactions sur le terrain et leurs contributions dans la parapatricie de ces deux espèces.

Le degré de chevauchement des distributions des deux espèces parapatriques dépend de l'intensité du paramètre de compétition interspécifique, de la fréquence et de la distance de dispersion de ces deux espèces, et du gradient d'abondance des deux espèces (Case *et al.* 2005). La vitesse de disparition d'une des deux espèces dépend du type d'interactions entre les deux espèces : il est probable que des interactions directes induisent une disparition plus rapide d'une des deux espèces que des interactions indirectes. Par conséquent la co-occurrence des deux espèces due aux phénomènes de dispersion est plus rarement observée dans la première situation. S'il n'y a pas compétition entre les deux espèces, la fréquence de co-occurrences des deux espèces dépend de la distribution de l'habitat favorable pour chacune des deux espèces et de leur dispersion. La distribution et l'abondance observée des deux espèces au niveau de la frontière parapatricie peuvent donc donner des indications sur les phénomènes de compétition entre les deux espèces, ce qui est à mettre en lien également avec leur capacité de dispersion, et la distribution de leur habitat favorable.

L'objectif de cette thèse était de déterminer le rôle des facteurs environnementaux et de la compétition interspécifique sur la parapatricie entre *A. variegatum* et *A. hebraeum*. Nous avons cherché à répondre à cette question par une approche globale intégrant l'analyse des données de distribution, d'abondance, d'interaction des deux espèces sur le terrain, et l'analyse de leur habitat favorable (partie III). L'ensemble de ces résultats a été intégré dans un modèle de compétition pour aider à l'interprétation des facteurs déterminant la parapatricie chez ces deux espèces (partie IV).

L'ensemble de l'analyse conduite dans la partie III fait l'objet d'un article en cours de soumission.





**PARTIE III : ETUDE DES DETERMINANTS DE LA  
DISTRIBUTION PARAPATRIQUE D'*A. VARIEGATUM* ET  
*A. HEBRAEUM* EN AFRIQUE AUSTRALE**



Les zones de contacts à la frontière parapatric de deux espèces sont des zones d'intérêt pour étudier les facteurs régissant leurs distributions, et distinguer le rôle des facteurs environnementaux, de la dispersion, et des interactions biotiques. Dans une première partie, nous analysons l'influence de ces différents facteurs sur la distribution parapatric des deux espèces, au niveau des deux zones de contact, le Zimbabwe et le Mozambique. La zone de contact au Mozambique fait l'objet d'une analyse plus approfondie s'appuyant sur une étude de terrain. Dans une deuxième partie, nous présentons un travail préliminaire pour la mise en place d'études sur l'évaluation de l'interaction des deux espèces entre elles et avec leur environnement, qui permettraient de vérifier les hypothèses soulevées dans la première partie.

## **1. IDENTIFICATION DES DETERMINANTS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES DE LA DISTRIBUTION PARAPATRIQUE D'*A. VARIEGATUM* ET *A. HEBRAEUM***

Cette partie fait l'objet d'un article en cours de soumission inséré directement dans le texte. Une synthèse des principaux résultats et des informations complémentaires sur les possibilités de dispersion des tiques à la zone de contact au Mozambique sont apportées à la suite.



**Sexual competition and parapatric range limit determination between two species of *Amblyomma* ticks in southern Africa**

**Bournez L.**<sup>1,2,3\*</sup>, Cangi N.<sup>4</sup>, Lancelot R.<sup>2,5</sup>, Pleydell D.<sup>1,2</sup>, Stachurski F.<sup>2,5</sup>, Bouyer J.<sup>2,5,6</sup>, Martinez D.<sup>7</sup>, Lefrançois T.<sup>2,5</sup>, Neves L.<sup>4,8</sup>, Pradel J.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> CIRAD, UMR CMAEE, F-97170 Petit-Bourg, Guadeloupe, France.

<sup>2</sup> INRA, UMR 1309 CMAEE, F-34398 Montpellier, France.

<sup>3</sup> Université des Antilles et de la Guyane, F-97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France.

<sup>4</sup> Centro de Biotecnologia-UEM and Faculdade de Veterinária, Eduardo Mondlane University, Av. de Moçambique, km 1,5, C.P. 257 Maputo, Mozambique.

<sup>5</sup> CIRAD, UMR CMAEE, F-34398, Montpellier, France.

<sup>6</sup> Institut Sénégalais de Recherches Agricoles, Laboratoire National d'Elevage et de Recherches Vétérinaires, BP 2057, Dakar – Hann, Sénégal.

<sup>7</sup> CIRAD, F-97130, Capesterre-Belle-Eau, Guadeloupe, France.

<sup>8</sup> Department of Veterinary Tropical Diseases, Faculty of Veterinary Science, University of Pretoria, Private Bag x04, Onderstepoort 0110, South Africa

**Keywords:** *Amblyomma variegatum*, *Amblyomma hebraeum*, ticks, exclusive competition, environmental niche modelling, sterile hybridization

## Summary

1. *Amblyomma variegatum* and *A. hebraeum* are two ticks of veterinary and human health importance in south-east Africa where they occupy parapatric (marginally overlapping and juxtaposed) distributions. Understanding the mechanisms behind this parapatry is essential for predicting the spatio-temporal dynamics of *Amblyomma* spp. and the impacts of associated diseases.
2. Theoretical models indicate parapatric range limits are determined by a combination of environmental effects on fitness, density-dependant interactions, historical species distributions and dispersal. We assessed the relative importance of these biotic and abiotic factors within Mozambique, Zimbabwe and a larger south-east African region.
3. Realized niches were compared in environmental and geographical spaces using ordination techniques and environmental niche modeling. The realized niche of *A. hebraeum* included areas both hotter and drier than that of *A. variegatum*. In Zimbabwe, the two species occupied distinctly different niches. In Mozambique, realized niches overlapped considerably, yet sympatry was observed less frequently than predicted by niche models, suggesting biotic interaction effects.
4. Field surveys in Mozambique helped characterize *Amblyomma* sp. distributions and potential interactions. Co-occurrence was infrequent. When sympatric, the two species occupy the same attachment sites on hosts and high inter-specific mating rates were observed.
5. *Synthesis and Applications.* Our results strongly suggest exclusive competition between *A. variegatum* and *A. hebraeum*, mediated by density-dependent effects generated by resource and sexual competition. The Zimbabwean parapatric boundary apparently occupies a stable location on an environmental gradient that determines competitive advantage. Conversely, the Mozambican boundary remained stable in an area characterized by negligible environmental gradient, low host and tick densities and limited dispersal across the area. But this stability could destabilize with increased density and exchange of cattle across the contact zone. Subsequent changes in tick distributions could introduce novel pathogens and increase the risk of heartwater, dermatophilosis and zoonotic rickettsia in areas where a new *Amblyomma* species appears. Tight adherence to appropriate control measures regarding domestic animal movements across the contact zone would be required to minimize these risks.

## INTRODUCTION

*Amblyomma variegatum* and *Amblyomma hebraeum* (Acari, Ixodidae) are two ticks of veterinary and public-health importance in Africa and, for *A. variegatum*, in the Caribbean (Jongejan & Uilenberg, 2004). Many human pathogens including several species of Rickettsiae and viruses are borne by these ticks, however their relative importance in the epidemiology of these diseases remains unquantified (Hoogstraal 1979; Parola *et al.* 2001). Only *A. variegatum* is known to favor dermatophilosis, a skin disease that can inflict an important burden on ruminants. Most importantly, both species are good vectors of *Ehrlichia ruminantium*, bacteria responsible for heartwater, a nervous disease representing a major constraint for livestock development. This disease induces high mortality rates in susceptible ruminants, in particular for immunologically naïve animals moved from heartwater-free to heartwater-infected areas (Allsopp 2010). A large diversity of *E. ruminantium* strains associated to a lack of cross immunity is circulating in the field. The strains transmitted by *A. variegatum* and *A. hebraeum* might be different (Mahan *et al.* 1995) and this might impact on the epidemiology of heartwater (frequency and severity of clinical cases (Norval *et al.* 1992a)) and on vaccination campaign efficacy (Adakal *et al.* 2010). The bio-ecology and geographical distributions of these two vectors are fundamental elements of the epidemiology of their associated diseases and must be studied accurately to design proper surveillance and sanitary control strategies.

*Amblyomma variegatum* and *A. hebraeum* are parapatric species, i.e. they have abutting distributions; in Zimbabwe, a limited overlap has been evidenced (Walker & Olwage 1987; Peter *et al.* 1998). Whereas *A. variegatum* has a wide distribution in the Sub-Saharan region, its southern limit in Mozambique, Zimbabwe and Botswana seems to correspond to the northern limit of the distribution of *A. hebraeum*, which is also present in South Africa and Swaziland. In Zimbabwe, the two populations were known to be allopatric in 1930's until acaricides control stopped due to civil war in 1975 (Norval 1994). However during a quasi-exhaustive survey conducted 30 years later, observed co-occurrences were rare (Peter *et al.* 1998). Such sharp distribution limits might either be explained by a marked change of the environmental conditions corresponding to the limits of each species' tolerance to abiotic factors, or by biotic interactions. The former mechanism is called "ecological parapatry", while the latter refers to "competitive parapatry" *sensu lato* and can arise from interspecific competition, reproductive interference or differential effects of pathogens or predators on the two species (Bull 1991). In competitive parapatry, the width of the overlapping area and the frequency of co-occurrence are determined by dispersal rates, the strength and symmetry of interspecific interactions, and population density gradients of the two interacting species (Case *et al.* 2005). Parameters affecting species interactions, such as competitive abilities, pathogens or predators fitness, are often influenced by abiotic conditions. Thus in many cases, the parapatric boundaries coincides with marked environmental gradients (Barton & Hewitt 1985; Gaston 2003; Case *et al.* 2005). However, theoretical

population dynamic models show that boundaries can be located within homogeneous environments provided dispersal rates are sufficiently low (Case *et al.* 2005).

In Zimbabwe, a previous analysis of the climatic niches showed that *A. variegatum* and *A. hebraeum* inhabited different environments (Estrada-Pena, Horak & Petney 2008), therefore either ecological or competitive parapatry with environmentally-dependent competitive abilities of species might occur. This exclusive competition (*sensu lato*) between *A. variegatum* and *A. hebraeum* is often mentioned by authors, since their trophic and temporal niches and communicative systems are extremely similar (Rechav, Norval & Oliver 1982; Petney, Horak & Rechav 1987; Sutherst 1987). Indeed both species are three-host ticks, i.e. larvae, nymphs and adults must quest and feed on different hosts while molt between each stage occurs in the environment after the blood fed tick detached from the host. They share same host preferences, adults feeding preferentially on large ruminants, and have similar feeding-site preferences on their hosts (Petney, Horak & Rechav 1987). They display similar host-seeking behavior: males attach first on hosts, attracted by their CO<sub>2</sub> emission, then attract females and other males by the emission of attraction-aggregation-attachment pheromones (AAPs) and mate on the host (Norval, Butler & Yunker 1989; Barré, Garris & Lorgelec 1997). Potential mechanisms of exclusive competition may include competition for space, cross-reactive host immune responses, interspecific communicative interference, or reproductive interference. Competition for space only is unlikely to induce such limited overlap in Zimbabwe. Indeed, while extremely high numbers of ticks can be observed on a single host, infestation levels generally remain relatively low, suggesting that carrying capacity is rarely reached. Therefore, one species would need many generations to exclude the other one and to prevent the overlap from widening under the effect of dispersal events. Cross-reactive host immune responses have not been observed experimentally (Heller-Haupt *et al.* 1981; Heller-Haupt *et al.* 1996). Communicative interference competition has never been studied, but males' pheromones might prevent or decrease the attachment of males of the other species. Lastly, although sterile hybridization has been observed during experiments (Rechav, Norval & Oliver 1982; Clarke & Pretorius 2005), their existence and importance in the field has never been reported.

Determining whether biotic interactions affect or not parapatric range limits is challenging since parapatric species may occupy different environmental niches in both cases. In such context, environmental niche modeling (ENM) is very useful. ENM uses the entire range of environmental conditions associated with species presence (the realized niche) in attempt to assess the potential niche. Potential niche is defined here as the set of abiotic conditions reflecting the physiological tolerance of a species, under which the population growth rate is positive, (i.e. the Grinnellian niche of Soberon & Nakamura (2009)) that actually exists in geographical space at a given time (Jackson & Overpeck 2000). And the realized niche is the set of the potential niche restricted by the effects of biotic interactions, species' dispersal capacities and historical events. Potential and realized niches can



be represented either in geographic space or in an environmental space where key environmental variables provide axes. Evidence of an overlap between the realized niches of the two species (indicating potential regions of sympatry) or the observation of a difference between observed and predicted sympatric distributions (evidencing competitive release) are hints revealing that non-environmental factors, such as competition, may affect the observed range limits. However, such evidence might be small in case of competitive parapatry, where biotic interactions may induce large difference between realized and potential niches of the species. Contact zones are of particular interest to reveal such differences.

In this study, we investigated whether parapatric range limits of *A. variegatum* and *A. hebraeum* can be explained by differences in environmental niche only, or whether exclusive competition is necessary to explain the observed realized niches.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **Distribution of *A. variegatum* and *A. hebraeum* at the contact zone in Mozambique**

To better characterize the distribution of each species within the contact zone, we conducted a field survey in Inhambane, Manica, and Sofala provinces (19<sup>th</sup>-23<sup>rd</sup> southern parallels) between 2011 and 2013, during two consecutive rainy seasons, i.e. when peak adult *Amblyomma* populations are observed. In 2011-12, we sampled cattle at sites spaced 30-50 km apart to identify the location and extent of the contact zone. In 2012-13, we sampled cattle from sites spaced 5-10 km apart along north-south and east-west transects in the south of Manica and Sofala provinces (see map on Fig. S1). Study sites included communal dip-tanks and corridors used for acaricide treatment by local cattle farmers, as well as cattle farms with no access to communal dip-tanks or corridors. Between 60 to 150 animals with a grazing range up to 3 km around dip-tanks, public corridors or corrals, or all animals present on farms, were selected and examined for tick presence. When feasible, 10 animals were laid-down for examination, the remaining cattle were examined in the corridor, or in the corral when there was no corridor. Cattle and wildlife population data, encompassing census information, cattle movements, breeding and herd management practices including tick control, were also collected through interviews with farmers and local veterinary service staff. We estimated the percentage of cattle examined among the total population in area of 3 km radius around each site. For each of these areas and species, we calculated the minimum animal prevalence (percentage of animals infested at least with one tick) at which the probability to detect at least one tick within the animals present in the area, conditional to the tick species presence on animals, was greater or equal to 0.95 (MHP95). This probability depends on the likelihood of tick detection on animals given the examination method used (see Appendix S1 in Supporting Information). We noted that a prevalence of 20% is the minimal expected value in tick

infested areas. We used only examined animals not treated against ticks within the 15 days previous the visit to estimate MHP95. We consider the likelihood of having ticks feeding on animals at the period of the visit was high given the period of the survey (peak of activity of adults) and the duration without acaricide treatment. We therefore considered detection sensitivity to be “acceptable” when MHP95 was greater than 0.2.

During clinical examinations we counted the total number of adult *Amblyomma* of each species per animal. Three *Amblyomma* infestation levels in study sites were defined as follows: ‘very low infestation’ (less than 5 adults detected in total), ‘low infestation’ (less than an average of one adult detected per animal) and ‘moderate to high infestation’ (more than an average of one adult detected per animal).

We also analyzed the co-occurrence of both species of *Amblyomma* at the site level in the contact area using the checkerboard score (or C-score) (Stone & Roberts 1990). We used the “oecosimu” function of R-library “vegan” 2.0-10, with 10,000 simulations (Oksanen *et al.* 2013).

### **Interactions between *A. variegatum* and *A. hebraeum* in the field**

We assessed overlap of attachment site preferences between adult *A. variegatum* and *A. hebraeum* using Schoener’s D index (Schoener 1970),  $D_H = 1 - 1/2 \sum_i |p_{Av,i} - p_{Ah,i}|$ , with  $p_{Av,i}$  and  $p_{Ah,i}$  the overall proportion of *A. variegatum* and *A. hebraeum* attached at site *i* for the animals considered. Schoener’s D was calculated (1) using data from cattle infested by a single species only, and (2) using data from cattle infested by both species. These indices were separately calculated for males and females ticks, and for three levels of cattle infestation ( $n < 30$ ,  $30 \leq n < 70$ ,  $n \geq 70$ ; with *n* the number of ticks). We laid down tick-infested cattle to identify tick species and to count males and females at each attachment site (perinea-thighs region, inguinal region, axillary region, belly, head, legs, tail, and dewlap).

At sites infested by both species, we assessed interspecific attractiveness or inhibiting effects at host level between conspecific and heterospecific pairs of *A. variegatum* and *A. hebraeum* in applying C-scores at the host level. To study interspecific aggregation on the same cattle, statistical tests were also done at the cluster level, a cluster being defined as a group of ticks attached within a 5-cm radius.

The existence and importance of heterospecific mating was assessed on naturally-infested cattle by counting the number of females of a given tick species mating with con- or hetero-specific males. Deviation from random mating was estimated at each site where both species were found by (1) pair total index (PTI) and pair sexual isolation index (PSI), and (2) joint isolation index ( $I_{PSI}$ ) (Rolán-Alvarez & Caballero 2000 ). The difference between expected and observed frequencies was assessed by comparing observations with the assumption of random mating of all individuals (PTI), or among individuals that actually mated (PSI). Joint isolation index  $I_{PSI}$  was estimated from PSI, summarizing the difference in overall proportions of con- and hetero-specific pairs. It ranged from -1 (fully

heterospecific mating) to 1 (sexual isolation). We assessed asymmetry in heterospecific mating by the index  $IA_{PSI}$ , the PSI ratio of heterospecific combinations (Carvajal-Rodriguez & Rolán-Alvarez 2006). Standard errors (se) were estimated using 10,000 bootstrap replicates of the original data. Deviations from random expectation was assessed by the two-tail probability of getting estimates different from 0 for  $I_{PSI}$  and from 1 for PSI, PTI, and  $IA_{PSI}$ , with the software Jmating (Vers. 1.0.8, Carvajal-Rodriguez & Rolán-Alvarez 2006).

Proportions of conspecific mating-tick pairs were analyzed using a beta-binomial logistic regression model to account for overdispersion (with respect to the binomial distribution), possibly related to unknown factors: geographical site, cattle attractiveness for ticks, etc. Overdispersion was modeled by a within-cattle correlation coefficient  $r$ . Fixed effects were the mated-female species, the proportions of conspecific males and females, and the interaction between the two latter. Likelihood ratio tests (LRT) were used to assess the statistical significance of these effects.

Potential hybrids were looked for via morphological examination of 30 ticks per species per study site under stereo-microscope.

### Environmental variables and tick records

Since ticks spend most of their time in the environment, they are highly sensitive to ground temperature and humidity. Therefore, we selected environmental variables related to these features to characterize environmental niche. We used the following remotely sensed data, obtained via the moderate resolution imaging spectroradiometers (MODIS) mounted on the Aqua and Terra satellites and provided by the National Aeronautics and Space Administration (<http://modis.gsfc.nasa.gov/>): daily land surface temperature, differences between daily and nightly land surface temperatures (DLST and NLST), and the Enhanced Vegetation Index (EVI, used as a soil moisture proxy). One kilometer resolution multi-annual monthly means, calculated over the periods 2002-2012 (land surface temperatures) and 2000-2012 (EVI) were downloaded from <http://africasoils.net/data/datasets> (AfSIS, 2012).

In south-east Africa, tick seasonality is mainly determined by annual rainfall patterns (Petney, Horak & Rechav 1987). Therefore, we restricted our analyses to areas with unimodal rainfall pattern where seasonality of *A. variegatum* and *A. hebraeum* is supposed to be relatively similar (see Fig. S2). We divided the year into three periods related to tick-population development: January-April (preponderant egg laying, hatching, larvae-to-nymph molt), May-August (nymph-adult molt), September-December (prefatory egg laying). For each period, we summed the monthly average of each variable (NLST, DLST, and EVI) to simulate cumulative effects of climatic conditions.

We compiled published and unpublished presence data from south-east Africa for *A. variegatum* and *A. hebraeum*, (see Appendix S2). For the analysis, we selected recent (post 1990) geo-referenced data, but used older records (1970-1990) in countries where recent records were not available.

## **Environmental niches of *A. variegatum* and *A. hebraeum***

We characterized the environmental niches of *A. variegatum* and *A. hebraeum*, and quantified the degree of overlap between them, via two complementary methods: (1) environmental niche models (ENM), to visualize potential areas of sympatry in geographical space, and (2) ordination techniques, to assess niche overlap in environmental space. We compared the environmental niches of both species in south-east Africa and in two contact zones from Zimbabwe and Mozambique (see the delimitation of the two contact zones in Fig S2).

### *Environmental suitability models of A. variegatum and A. hebraeum in south-eastern Africa*

We used the Maxent method to model habitat suitability for *A. variegatum* and *A. hebraeum* (Phillips, Anderson & Schapire 2006). This method, which is closely related to generalized linear models (Fithian & Hastie 2013), fits a habitat suitability model to presence-only occurrence data using background data - a set of points sampled randomly from some geographical region of interest. In total, 10,000 background points were randomly selected among pixels located within 3km radii buffers centered at locations where ruminant ticks, any species including also *A. variegatum* and *A. hebraeum*, had previously been reported (see Appendix S2 & S3 for a list of the tick species and references). The 3 km radius was chosen based on the assumption that it was the likely median distance of grazing cattle mediated tick dispersal. By using this background dataset representing the ‘environment really sampled’, potential biases associated with geographical sampling are reduced (Phillips *et al.* 2009; Merow, Smith & Silander 2013). To avoid extrapolation in areas where environmental variables lay outside the range of the training dataset, we performed a multivariate environmental similarity surface (MESS) analysis (Elith *et al.* 2010) and removed from further analysis all pixels with a minimum MESS index of less than 5.

For testing purpose, the presence dataset was randomly split into calibration (70%) and evaluation subsets (30%). We used cumulative values of the raw probabilities fitted by Maxent, interpreted as an index of relative habitat suitability (Phillips, Anderson & Schapire 2006), to compare predictions for the two species. This process was repeated 50 times and the averaged output was mapped. The area under the curve (AUC) of receiver operating characteristic (ROC) plots was used to assess the ability of models to discriminate between presence and background points. The closer the AUC is to one the better the discrimination, while an AUC close to 0.5 represents near random prediction. To control overfitting, we compared five models with regularization parameter ranging from 1 to 5 and selected the model with the highest AUC (Merow, Smith & Silander 2013). The 10<sup>th</sup> percentile of cumulative probabilities at training presence sites was used to discriminate between ‘suitable’ and ‘unsuitable’ habitats, and the omission rate (percentage of false negatives) predicted under this criterion was calculated. The degree of sympatry was quantified as the number of pixels suitable for both species divided by the number of pixels suitable for either species.

### *Assessment of A. variegatum and A. hebraeum niche overlap in environmental space*

We quantified niche overlap in an environmental space defined by the first two principal axes of a principal component analysis (PCA) calibrated on the entire environmental space whilst taking account of the environment available for each species, following the framework proposed by Broennimann *et al.* (2012). We used different backgrounds according to the scale of the analysis. For the two contacts zones of Zimbabwe and Mozambique we used the entire environment within each study area, whereas for the larger south-east African region we used the “sampled environment” defined via a 3 km buffer surrounding all ruminant tick records. These environmental spaces were gridded and species occurrences, as well as the whole environmental background (all available pixels) were converted into occurrence densities via kernel density estimation. Finally, species occurrence densities were divided by the probability densities of the corresponding habitat to provide an index of “species occupancy” for each cell of this gridded environmental space. We estimated the degree of niche overlap using the Schoener’s D index,  $D_E = 1 - 1/2 \sum_i |z_{Av,i} - z_{Ah,i}|$ , with  $z_{Av,i}$  and  $z_{Ah,i}$  the ‘species occupancy’ index in the cell  $i$  of the gridded environmental space (Broennimann *et al.* 2012). This index was calculated after removing marginal environments delimited by the 75% percentile of environmental background densities (Petitpierre *et al.*, 2012). Niche overlap was calculated, first by including all environmental variables described above, and secondly, by separating variables by period of the year. These indices vary between 0 (no overlap) and 1 (complete overlap). Finally, we used the similarity test described in Warren *et al.* (2008) and Broennimann *et al.* (2012) to assess whether environmental niches of *A. variegatum* and of *A. hebraeum* were more similar than expected by chance.

### **Evidence of an environmental gradient in the contact zone**

To assess if the contact zone coincided with sharp environmental change, we split the study area into area 1 in the north, with a southern limit defined by the latitude of the most southerly *A. variegatum* record from the area, and area 2 in the south, with a northern limit defined by the most northerly *A. hebraeum* record from the area. Firstly, we assessed the degree of overlap between the environmental conditions of these two areas by calculating Schoener’s D index ( $D_E$ ) in environmental space. Secondly, we used MESS analysis (Elith *et al.*, 2010) to identify pixels in the area 1 (resp. 2) where environmental conditions lay outside the observed range from area 2 (resp.1). High values of the MESS index indicated high similarity with the reference set. We checked whether the position of the parapatric boundary coincided with low MESS values, which would indicate sharp differences between the environmental conditions of areas 1 and 2.

Random Forest analysis (Breiman 2001) was used to identify the environmental variables with greatest power to discriminate between *A. variegatum* and *A. hebraeum* occurrences within the contact zones of Zimbabwe and Mozambique. We quantified each variable’s importance using a ‘conditional permutation accuracy importance measure’ calculated via the “cforest” function of the “party” library

v.1.0.9 (Strobl *et al.* 2008). This measure reflects a difference in the prediction accuracy before and after randomly permuting values of the predictor variable whilst accounting for correlation between variables. We fixed the number of trees at 500 and calculated the mean and standard deviation after 100 runs. Results were projected into a map permitting any sharp changes of environmental variables within the contact zone to be identified visually.

All analyses were conducted with the R statistical language (R Core Team 2013) and maps were produced with ArcMap v10 software (ESRI, Redlands, California, USA).

## RESULTS

### Distribution of *A. variegatum* and *A. hebraeum* at the Mozambican contact zone

Among the 58 places visited, we found *Amblyomma* ticks at 49 sites (84%): 18 (31%) with *A. variegatum* only, 19 (33%) with *A. hebraeum* only and 12 (21%) with both species (Fig. 1). The non-randomness of their distributions at the site level was confirmed by a very high C-score (statistic = 0.29,  $p < 10^{-4}$ ), corresponding to a clear exclusion between species.

Among these 12 sites: only 2 presented moderate to high abundances of both species (Fig. 1C), *A. variegatum* was predominant at one of these sites, whereas abundances were similar at the other; at 7 sites, one species was largely predominant and only a few individuals were observed for the other species (< 5 in total). Among 42 sites where more than 10 animals were examined and with either no *Amblyomma* or only one species found, we estimated that the MHP95 was inferior to 10% in 19 sites, 20% in 32 sites, and to 30% in 34 sites. At four sites, less than 10 animals were observed and the conditional (on tick presence) probability of detecting one animal infested in the herd was between 0.3 and 0.5.

Tick distribution was patchy, principally due to heterogeneity in the presence of cattle and wild ruminants. The width of overlap between *A. variegatum* and *A. hebraeum* distributions was about 80-90 km in the area of greatest sampling effort, delimited by dotted lines in Figure 1. In the north-west of this area, well established populations of *A. variegatum* and *A. hebraeum* were separated by a 40-60 km wide area where tick and cattle abundances were low. However, in well-established populations, we found two isolated patches with moderate abundances of *A. hebraeum* and *A. variegatum*.

### Interactions between *A. variegatum* and *A. hebraeum* in the field

In general, infestation on laid-down cattle was inferior to 30 *Amblyomma* ticks. On these cattle, males and females of *A. variegatum* and *A. hebraeum* had similar attachment sites (perinea-

thighs, axillae and inguinal regions) whether they were the only *Amblyomma* species (Schoener's index: 0.84 for males and 0.78 for females) or not (Schoener's index: 0.86 for males and 0.84 for females), see species preferences for attachment sites in supplemental Tables S1 & S2.

At sites infested by both species, the presence of homologous males increased the presence probability of females on host, as expected from the reproductive ecology of this species (aggregation effect C-score,  $p = 0.003$ , Fig. S3). The presence of *A. variegatum* male also increased the presence probability of *A. hebraeum* female (C-score,  $p < 10^{-4}$ ). However, the presence of *A. hebraeum* male did not increase the presence probability of *A. variegatum* female (C-score,  $p = 0.39$ ). Females of both species were more aggregated than expected (C-score,  $p = 0.036$ ), probably because they were both attracted by *A. variegatum* male. Finally, male distributions were independent (C-score,  $p = 0.57$ ), excluding any attractive or inhibiting effect between species.

On animal co-infested by males of both species ( $n = 30$  animals with data on tick distribution in clusters), individuals of the two species attached closely to each other: 52% (105/203) and 73% (90/123) of *A. variegatum* and *A. hebraeum* males and 49% (36/73) and 71% (25/35) of *A. variegatum* and *A. hebraeum* females formed clusters with heterospecific males. However, male distributions were more segregated than expected (C-score,  $p = 0.004$ , Fig.S4), indicating potential competitive effects on local aggregation between males of both species. Male *A. variegatum* formed heterospecific clusters less frequently than expected under a random distribution while it was the reverse situation for male *A. hebraeum* ( $\chi^2=13.8$ ,  $p < 10^{-3}$  and  $\chi^2=5.8$ ,  $p = 0.01$  when all co-infested animals, or only those present on the site with quasi-similar abundances of both species, were included). As for observations at the host level, the presence of male *A. variegatum* significantly increased the presence probability of female *A. hebraeum* (C-score,  $p = 0.017$ ); the reciprocal relation was not true (C-score,  $p = 0.88$ ). Also, female distributions were independent (C-score,  $p = 0.12$ ).

Cross-mating was observed at the two sites with moderate-high abundance of both species. At the site with similar abundances, 16% (9/58) of female *A. variegatum* and 13% (4/32) of female *A. hebraeum* mated with heterospecific males, vs. 69% (40/58) of female *A. variegatum* and 63% (20/32) of female *A. hebraeum* mated with conspecific males. *Amblyomma variegatum* and *A. hebraeum* showed substantial but incomplete sexual isolation ( $I_{PSI} = 0.65$ ,  $se = 0.09$ ,  $p < 10^{-3}$ ; PSI and PTI values of heterospecific pairs different from 1,  $p < 0.05$ ). There was no evidence of asymmetry in heterospecific mating ( $IA_{PSI} = 1.99$ ,  $se = 1.16$ ,  $p = 0.2$ ). At the site where *A. variegatum* was largely dominant, 15% (4/26) of female *A. variegatum* and 100% (4/4) of female *A. hebraeum* mated with heterospecific males; conversely, 77% (20/26) of female *A. variegatum* mated with conspecific males. Frequency of pair combinations was not different from a random distribution ( $I_{PSI} = -0.2$ ,  $se = 0.29$ ,  $p = 0.5$ ; PSI and PTI were not different from 1).

The beta-binomial logistic regression model of the proportion of conspecific mating tick pairs presented a high within-cattle correlation coefficient ( $r = 0.37$ ,  $Pr(> |r|) = 0.017$ ). Estimated fixed-effect coefficients are shown in table 1. The effect of female tick species was small and not significant,

in agreement with  $IA_{PSI}$  index. The interaction between the proportions of conspecific males and females was strong and negative (LRT,  $\chi^2 = 6.7$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.01$ ). Therefore, it was included in the test to assess the effects of these explanatory variables. Both were significant (LRT,  $df = 2$ ;  $\chi^2 = 26.6$ ,  $p < 10^{-4}$  and  $\chi^2 = 9.8$ ,  $p = 0.008$ , for males and females). The contour plot of predicted proportion of conspecific mating-tick pairs against the proportions of conspecific males and females (Fig. 2) showed that large predicted proportions were obtained where the proportion of conspecific males was  $> 0.3$ , except when high proportions of conspecific females were met. The competition between males was thus the main factor driving the proportion of conspecific pairs. No hybrid individuals were identified on cattle.

### **Environmental niches of *A. variegatum* and *A. hebraeum***

*A. variegatum* and *A. hebraeum* environmental niche models were fitted using respectively 552 and 1,123 records from across the south-east African region, including 87 and 331 records from the Zimbabwean contact zone, and 39 and 40 records from the Mozambican contact zone.

The best environmental niche models were constructed with the regularization parameter set to 3 for *A. variegatum* (AUC values of  $0.852 \pm 0.008$ , omission rate of 10.9%) and 1 for *A. hebraeum* (AUC value of  $0.741 \pm 0.009$ , omission rate of 14%) and are represented in figure 3. A MESS index less than 5 was obtained at 45.3% of pixels, principally due to the relatively extreme climates in the deserts in southern Africa or the dense evergreen forests of the Democratic Republic of Congo. These pixels were removed from further analyses (grey mask in figure 3). In general, Maxent models correctly predicted *A. variegatum* and *A. hebraeum* presence in areas known to be inhabited by those species. However, some discrepancies were noted between observations and predictions for *A. hebraeum* in central South Africa and western and central Botswana (low suitability indices between 15% and 30% and high standard errors, Fig. 3 and Fig. S5).

Overall, sympatry was predicted across 6.2% of the total area predicted “suitable” for either *Amblyomma* species. These areas were mostly located within 500 km of the Mozambican parapatric boundary, and in the north-east of Tanzania far from *A. hebraeum*’s geographical range (brown areas in Fig. 2C). The Zimbabwean contact zone coincided with the limits of predicted suitable habitat for each species, with narrow predicted sympatric areas. Conversely, in Mozambique, suitable habitat for *A. variegatum* and *A. hebraeum* was predicted at the south and north respectively of their known distributions where the other species can be found. A comparison between Maxent predicted habitat suitability and 2011-2013 observed presence / absence of *A. variegatum* and *A. hebraeum* in the Mozambican contact zone is displayed in table 2. *Amblyomma variegatum* (resp. *A. hebraeum*) was absent in 34% of sites (resp. 43%) predicted suitable for that species. In most of these cases, the other species was observed at moderate-high abundance.

In the environmental space defined by the first two principal components (south-east Africa dataset), the niche of *A. variegatum* was narrower and was located in wetter environments than that of



*A. hebraeum* (Fig. 4A). Niche overlap in south-east Africa and at the contact zone in Zimbabwe was low (Fig. 4A & B), as confirmed by a small Schoener's index (table 3), and the test of similarity was not significant. Conversely, at the contact zone in Mozambique, the niches of *A. variegatum* and *A. hebraeum* showed moderate overlap, and were more similar than by chance as indicated by the similarity test (Fig. 4C, table 3). When environmental variables were separated by period, niche overlap was lowest for the first period of the year, at each of the three study areas (table 3).

### **Evidence of an environmental gradient in the contact zones**

The degree of similarity between environmental conditions in area 1 (the north) and 2 (the south) was low, with a Schoener's index of 0.207. MESS analyses, conducted with each of these two areas used as reference datasets (Fig. 5), highlighted a change in environmental conditions at the contact zone in Zimbabwe (low MESS index values), but not in Mozambique. Low MESS values often corresponded to differences between day and night temperatures of the first period of the year (data not shown).

Random forest analysis indicated that the most discriminatory variables for the environmental niches of *A. variegatum* and *A. hebraeum*, at contact zones in Zimbabwe and Mozambique, were the cumulated temperatures (land surface temperature and difference between day and night temperatures) from January to April (period 1), and the cumulated land surface temperature from May to August (period 2: Fig. 6). The distribution limit of *A. variegatum* and *A. hebraeum* in Zimbabwe corresponded to a sharp temperature change during the first period (see Fig. S6). In Mozambique we did not observe sharp changes in environmental conditions at the parapatric range limit.

## **DISCUSSION**

In this study, we assessed the respective roles of environment and interspecific competition in delimiting the parapatric range limits of *A. variegatum* and *A. hebraeum*. We reported little overlap in environmental space between the realized niches of these two species – particularly in terms of temperatures during the first period of the year (January to April), which corresponds to critical development stages of egg laying, hatching, and larval molting. *A. hebraeum* was found in drier and hotter places during this period than that *A. variegatum* (Fig. 4 & data not shown). This is consistent with previous observations made under constant laboratory conditions - rates of egg laying, hatching, and larval molting are greater for *A. hebraeum* than for *A. variegatum* under dry (relative humidity < 70%) and/or hot ( $T > 30^{\circ}\text{C}$ ) conditions (Norval 1977; Yonow 1995). Our results also suggest that the amplitude of day - night temperature differences might also differentially affect life traits,

*A. variegatum* being seemingly more sensitive to high temperature fluctuations than *A. hebraeum*. This effect has poorly been studied for these species and should deserve more attention in future research.

In geographic space, Maxent predicted relatively few sympatry areas in south-east Africa. Nevertheless, observed sympatry was rarer still. Suitable areas for sympatry were located mainly near the Mozambican contact zone and in north-east Tanzania. While infrequent introduction events might explain the absence of *A. hebraeum* in Tanzania, it seems insufficient to explain the absence of *A. variegatum* or *A. hebraeum* at apparently suitable sites near the Mozambican contact zone. We observed that the dominant *Amblyomma* species change in just some tens of kilometers, and the presence of small numbers of the non-dominant species at 12 / 58 sites suggests that dispersal events over these distances are not rare. . Therefore, environmental factors alone appear insufficient to explain the Mozambican parapatric range limits. Moreover, the high and significant checkerboard score in this area shows that their distribution is not independent. Thus, exclusive competition *sensu lato* appears to have a major contribution.

Our observations in the field suggested competition for “sexual niche” between both species. High cross-mating rates (13-16%) were observed when both species was similarly abundant, indicating that females often failed to correctly discriminate among sexual partners. Such cross-mating generates sterile eggs (Rechav, Norval & Oliver 1982; Clarke & Pretorius 2005). This lack of discrimination might be related to males’ location, and similarity of their communication system. Indeed, individuals of both species attached on the same hosts and the presence of males from a given species did not reduce host attractiveness for males of the other species. We did not observe evidences of cross-attractiveness on hosts although Yunker *et al.* (1990) found AAAP pheromones were long-distant attractants for heterospecific males and females. On the same animals, individuals of both species attached frequently within the same clusters. However males’ locations in clusters were more segregated than expected, suggesting a local and partial repulsive effect between individuals of both species. These effects were not symmetric. Indeed, male *A. variegatum* were found in heterospecific clusters less frequently than expected, and inversely for male *A. hebraeum*. Similar asymmetry was also observed with females: male *A. variegatum* locally attracted female *A. hebraeum* whereas the inverse situation was not observed. This is consistent with previous experimental results: Norval *et al.* (1991, 1992b) found aggregation and attachment of both genders of *A. variegatum* was low but not null in presence of extracts of *A. hebraeum* males, whereas *A. hebraeum* males and females similarly aggregated and attached in the presence of con- or hetero-specific extracts. Rechav, Norval & Oliver (1982) observed similar attachment responses for females in presence of heterospecific males. However, this effect was less pronounced for *A. variegatum* females than males. This might explain why these females, conversely to the males, did not appear to have segregated distribution with *A. hebraeum* males. Such asymmetry in interspecific aggregation-attachment effects might generate

between-species differences in the cross-breeding probability, in the presence of equal proportions of males of both species. However, we did not observe major differences in the proportion of the two females mating with heterospecific males in the field. Other mechanisms of recognitions probably occur during the mating period, mitigating this asymmetry. Indeed, though a high number of female *A. hebraeum* attached in presence of male *A. variegatum*, Rechav, Norval & Oliver (1982) observed only a small percentage of them constituted a heterospecific mating pair. The opposite behavior was observed with female *A. variegatum* in presence of male *A. hebraeum*. This resulted in an equal cross-mating frequency between these two experiments. Therefore, the competitive advantage of one species over the other did not appear to arise from strong between-species differences in female partner-seeking behavior. However, given our small sample size, further experiments should be conducted to confirm this result.

Both the limitation of resources and sterile hybridization, often referred to as “the Satyr effect” (Ribeiro & Spielman 1986), provides density dependent mechanisms that can induce exclusive competition between *A. variegatum* and *A. hebraeum*. The dominant species in a given location at some time  $t$  would be determined by (i) the initial abundances at some previous time  $t_0$  of each species at the given location and other locations within the landscape, (ii) the density independent fitness of each species influenced by abiotic conditions, (iii) density dependent modifications of fitness via at least two mechanisms, resource limitation and sterile hybridization, and (iv) emigration-immigration rates, which can be spatially heterogeneous. Theoretical models (Ribeiro & Spielman 1986; Kuno 1992) indicate that under such conditions, the invasion of one species into an area where the other species is well established will probably be unsuccessful unless the number of invading individuals passes a certain threshold. Otherwise, the newly introduced species would disappear in just a few generations. In this case, the sites of observed sympatry can be expected to shift stochastically at relatively high frequency, whereas the dominant species at each site can be expected to change relatively infrequently. These predictions would be interesting to monitor in our study sites.

The difference observed in the determinants of the parapatric range limits at the two contacts zones in Zimbabwe and Mozambique might be explained by spatial variation on the combined effects of climate, initial abundance, and dispersal rates. In Zimbabwe, a steep environmental gradient was clearly observed at the contact zone and niche overlap in both environmental and geographic space was low. This is consistent with the results of the niche analyses in Zimbabwe done by Estrada-Pena, Horak & Petney (2008). Therefore parapatric range limits in Zimbabwe appear to be principally determined by the effects of environmental factors on the relative fitness’ of the two species and would be situated along a “line of competitive equivalence”. This might be caused by a change of the cumulative temperatures of January-April at the contact zone. In the north, sufficiently humid and cool conditions would induce *A. variegatum*’s superior egg production and renders it the fittest of the two.

And in the south, sufficiently hostile conditions would provoke elevated mortality among immature *A. variegatum*, rendering that species less robust than *A. hebraeum*. However, the situation in the Mozambican contact zone is more complex. No sharp environmental gradients were detected and sympatry was less common than expected on the basis of niche overlap. It was situated in an area with low host densities, low *Amblyomma* abundance and therefore relatively infrequent tick dispersal. Indeed, well-established populations of *A. variegatum* and *A. hebraeum* were separated by “no-cattle lands” of up to 40-60 km wide, with few wild animals. Under such conditions the signature of past stochastic events, particularly who invades an uninfected area first, can be expected to leave its imprint on the observed location of the parapatric boundary. In contrast to Mozambique, the contact zone in Zimbabwe is situated in areas with moderate to high cattle density (Fig. S7 from Wint & Robinson 2007). If in Zimbabwe these higher cattle densities correspond to more frequent cattle trading or contacts, then tick importation rates might exceed local invasion thresholds sufficiently frequently that both tick populations to reach their equilibrium at that point along the environmental gradient that represents this “line of competitive equivalence”.

In conclusion, our study indicates that environmental factors cannot explain alone the location of the parapatry range limits of *A. variegatum* and *A. hebraeum* in Mozambique, strongly suggesting exclusive competition between these species. Outcome of this competition is likely to be mediated by density-dependent effects generated by sterile hybridization and competition for space on host, and may explain the strong observed parapatry. The contact zone in Zimbabwe appeared to be located at a steep gradient in environmental conditions which could determine competitive advantage. By contrast, in Mozambique, low host densities and relatively infrequent cattle trade appear to be important factors contributing to the current location of the parapatric boundary. However, cattle densities have been increasing in this latter zone since 2005 and might potentially destabilize the current location of the parapatric boundary by locally increasing the contact between *A. variegatum* and *A. hebraeum* populations. If tick dispersal becomes sufficiently elevated, *A. variegatum* might spread south until it reaches this “line of competitive equivalence” with *A. hebraeum*. Such distribution changes could induce introduction of new pathogens or new strains of existing pathogens into this area - specifically, an increase in dermatophilosis cases and / or heartwater outbreaks in local ruminants could be expected. The epidemiology of zoonoses such as African tick bite fever could also be affected. The potential impacts of an *A. variegatum* invasion on human health is currently unpredictable, but could be assessed by studying circulating pathogens in both species using metagenomics tool. Change in tick distributions might be prevented by proper biosecurity measures such as control of animal movements, proper acaricide treatment before importation and quarantine. These measures should be strengthened across the contact zone, and a specific attention should be given to the small ruminants and their potential role in tick distributions’ change.

## Acknowledgements

We are very grateful to H. Neves Mucache, N. Danilo Nunes de Carvalho Vaz, the technicians and veterinarians of the veterinary services in Mozambique, as well as the farmers for their help and support to collect ticks in the field. We also thank A. Spickett, G. Lynen, A. Estrada-Penã for sharing the tick records. Research was supported by European Project, FEDER 2007-2013, FED 1/1.4-30305 “Risque en santé animale et végétale”, INRA (biology molecular –epidemiology project), CIRAD and CB-EUM.

## References

- Adakal, H., Stachurski, F., Konkobo, M., Zoungrana, S., Meyer, D.F., Pinarello, V., Aprelon, R., Marcelino, I., Alves, P.M., Martinez, D., Lefrancois, T. & Vachiéry, N. (2010) Efficiency of inactivated vaccines against heartwater in Burkina Faso: Impact of *Ehrlichia ruminantium* genetic diversity. *Vaccine*, **28**, 4573-4580.
- AfSIS (2012) AfSIS MODIS Data Sets: Enhanced Vegetation Index (EVI) Long Term and Monthly Averages. In: (ed. A.S.I. Service), Palisades, NY: Center for International Earth Science Information Network (CIESIN), Columbia University.
- Allsopp, B.A. (2010) Natural history of *Ehrlichia ruminantium*. *Vet Parasitol*, **167**, 123-135.
- Barré, N., Garris, G. & Lorvelec, O. (1997) Field sampling of the tick *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) on pastures in Guadeloupe; attraction of CO<sub>2</sub> and/or tick pheromones and conditions of use. *Exp Appl Acarol*, **21**, 95-108.
- Barton, N.H. & Hewitt, G.M. (1985) Analysis of hybrid zones. *Annual review of Ecology and Systematics*, **16**, 113-148.
- Breiman, L. (2001) Random forests. *Machine learning*, **45**, 5-32.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H. & Guisan, A. (2012) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 481-497.
- Bull, C. (1991) Ecology of parapatric distributions. *Annual review of Ecology and Systematics*, **22**, 19-36.
- Carvajal-Rodriguez, A. & Rolan-Alvarez, E. (2006) JMATING: a software for the analysis of sexual selection and sexual isolation effects from mating frequency data. *BMC Evolutionary Biology*, **6**, 40.
- Case, T.J., Holt, R.D., McPeck, M.A. & Keitt, T.H. (2005) The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, **108**, 28-46.
- Clarke, F.C. & Pretorius, E. (2005) A comparison of geometric morphometric analyses and cross-breeding as methods to determine relatedness in three *Amblyomma* species (Acari: Ixodidae). *International Journal of Acarology*, **31**, 393-405.
- Cumming, G.S. (1998) Host preference in African ticks (Acari: Ixodida): a quantitative data set. *Bulletin of Entomological Research*, **88**, 379-406.
- Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S. (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 330-342.
- Estrada-Peña, A., Horak, I.G. & Petney, T. (2008) Climate changes and suitability for the ticks *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Ixodidae) in Zimbabwe (1974–1999). *Vet Parasitol*, **151**, 256-267.
- Fithian, W. & Hastie, T. (2013) Finite-sample equivalence in statistical models for presence-only data. *The Annals of Applied Statistics*, **7**, 1917-1939.
- Gaston, K.J. (2003) *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press.
- Heller-Haupt, A., Varma, M.R. & Langi, A.O. (1981) Acquired resistance to ixodid ticks in laboratory animals. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, **75**, 147-8.

- Heller-Haupt, A., Kagaruki, L.K. & Varma, M.G. (1996) Resistance and cross-resistance in rabbits to adults of three species of African ticks (Acari: Ixodidae). *Exp Appl Acarol*, **20**, 155-65.
- Hoogstraal, H. (1979) The epidemiology of tick-borne Crimean-Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe, and Africa. *J Med Entomol*, **15**, 307-417.
- Jackson, S.T. & Overpeck, J.T. (2000) Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, **26**, 194-220.
- Kuno, E. (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Researches on Population Ecology*, **34**, 275-284.
- Mahan, S.M., Peter, T. F., Semu, S. M., Simbi, B. H., Norval, R. A. I., & Barbet, A. F. (1995) Laboratory reared *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* ticks differ in their susceptibility to infection with *Cowdria ruminantium*. *Epidemiology and infection*, **115**, 345-353.
- Merow, C., Smith, M.J. & Silander, J.A. (2013) A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, no-no.
- Norval, R. (1977) Studies on the ecology of the tick *Amblyomma hebraeum* Koch in the Eastern Cape Province of South Africa. II. Survival and development. *J Parasitol*, 740-747.
- Norval, R., Butler, J. & Yunker, C. (1989) Use of carbon dioxide and natural or synthetic aggregation-attachment pheromone of the bont tick, *Amblyomma hebraeum*, to attract and trap unfed adults in the field. *Exp Appl Acarol*, **7**, 171-180.
- Norval, R., Andrew, H., Yunker, C. & Burrridge, M. (1992a) Biological processes in the epidemiology of heartwater. *Tick Vector Biology*, pp. 71-86. Springer.
- Norval, R., Peter, T., Sonenshine, D. & Burrridge, M. (1992b) Responses of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* to known or potential components of the aggregation-attachment pheromone. III. Aggregation. *Exp Appl Acarol*, **16**, 237-245.
- Norval, R., Perry, B., Meltzer, M., Kruska, R. & Booth, T. (1994) Factors affecting the distributions of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* in Zimbabwe: implications of reduced acaricide usage. *Exp Appl Acarol*, **18**, 383-407.
- Norval, R.A.I., Peter, T., Yunker, C.E., Sonenshine, D.E. & Burrridge, M.J. (1991) Responses of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* to known or potential components of the aggregation-attachment pheromone. II. Attachment stimulation. *Exp Appl Acarol*, **13**, 19-26.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. (2013) *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Parola, P., Inokuma, H., Camicas, J., Brouqui, P. & Raoult, D. (2001) Detection and identification of spotted fever group Rickettsiae and Ehrlichiae in African ticks. *Emerging infectious diseases*, **7**, 1014.
- Peter, T.F., Perry, B.D., O'Callaghan, C.J., Medley, G.F., Shumba, W., Madzima, W., Burrridge, M.J. & Mahan, S.M. (1998) Distributions of the vectors of heartwater, *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae), in Zimbabwe. *Exp Appl Acarol*, **22**, 725-40.
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C. & Guisan, A. (2012) Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, **335**, 1344-8.
- Petney, T.N., Horak, I.G. & Rechav, Y. (1987) The ecology of the African vectors of heartwater, with particular reference to *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum*. *Onderstepoort J Vet Res*, **54**, 381-95.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J. & Ferrier, S. (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, **19**, 181-197.
- R Development Core Team (2013) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Rechav, Y., Norval, R.A.I. & Oliver, J.H. (1982) Interspecific mating of *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae). *J Med Entomol*, **19**, 139-142.
- Ribeiro, J. & Spielman, A. (1986) The satyr effect: a model predicting parapathy and species extinction. *American Naturalist*, 513-528.

- Rolan-Alvarez, E. & Caballero, A. (2000) Estimating Sexual Selection and Sexual Isolation Effects from Mating Frequencies. *Evolution*, 30-36.
- Schoener, T.W. (1970) Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, **51**, 408-418.
- Soberon, J. & Nakamura, M. (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proc Natl Acad Sci U S A*, **106 Suppl 2**, 19644-50.
- Stone, L. & Roberts, A. (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, **85**, 74-79.
- Strobl, C., Boulesteix, A.L., Kneib, T., Augustin, T. & Zeileis, A. (2008) Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics*, **9**, 307.
- Sutherst, R. (1987) The dynamics of hybrid zones between tick (Acari) species. *Int J Parasitol*, **17**, 921-926.
- Walker, J.B. & Olwage, A. (1987) The tick vectors of *Cowdria ruminantium* (Ixodoidea, Ixodidae, genus *Amblyomma*) and their distribution. *Onderstepoort J Vet Res*, **54**, 353-379.
- Warren, D.L., Glor, R.E. & Turelli, M. (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, **62**, 2868-83.
- Yonow, T. (1995) The life-cycle of *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae): a literature synthesis with a view to modelling. *Int J Parasitol*, **25**, 1023-1060.

## TABLES & FIGURES

Table 1. Estimated beta-binomial regression model coefficients for the proportion of conspecific mating-tick pairs ( $n = 43$  observations).

	Estimate	Std. error	$z$ value	$\Pr(>  z )$
Intercept	-7.66	3.64	-2.10	0.04
Species (ref. = <i>A. hebraeum</i> )	-0.53	0.96	-0.55	0.58
Proportion of conspecific males	27.93	11.11	2.51	0.01
Proportion of conspecific females	5.91	4.09	1.44	0.15
Interaction between the 2 proportions	-23.28	11.38	-2.05	0.04

Table 2. Comparison between Maxent predicted habitat suitability and presence / absence of *A. variegatum* (Av) and *A. hebraeum* (Ah) observed in the Mozambican contact zone in the field survey of 2011-2013, for pixels having a MESS index  $\geq 5$ .

Predictions	Observations			
Sites with habitat predicted	Sites with observations of			
for Av	Av present		Av absent	
	Ah present	Ah absent	Ah present	Ah absent
Suitable ( $n=27$ )	2 (7%)	16 (59%)	8 (30%)	1 (4%)
Unsuitable ( $n=9$ )	0	0	6 (67%)	3 (33%)
for Ah	Ah present		Ah absent	
	Av present	Av absent	Av present	Av absent
Suitable( $n=28$ )	2 (7%)	14 (50%)	12 (43%)	0
Unsuitable ( $n=8$ )	0	0	4 (50%)	4 (50%)



Table 3. Environmental niche overlap measured by the Schoener's D index between *A. variegatum* and *A. hebraeum* in south-east Africa, and at the contacts zone in Zimbabwe and Mozambique.

Study area	Environmental variables of the year period	Variance explained by the first two principal axes	Schoener's D index
south-east Africa	All periods	84.6%	0.26
	Period 1	97.0%	0.35
	Period2	93.8%	0.33
	Period3	94.8%	0.61*
Contact zone in Zimbabwe	All periods	80.9%	0.35
	Period1	95.8%	0.33
	Period 2	89.9%	0.50*
	Period3	89.7%	0.52*
Contact zone in Mozambique	All periods	85.9%	0.49*
	Period1	96.6%	0.40*
	Period2	95.2%	0.57*
	Period3	97.7%	0.47*

\* Similarity test significant for  $\alpha = 0.05$  (observed Schoener's D index > 95% of the simulated values)

**Figure 1**

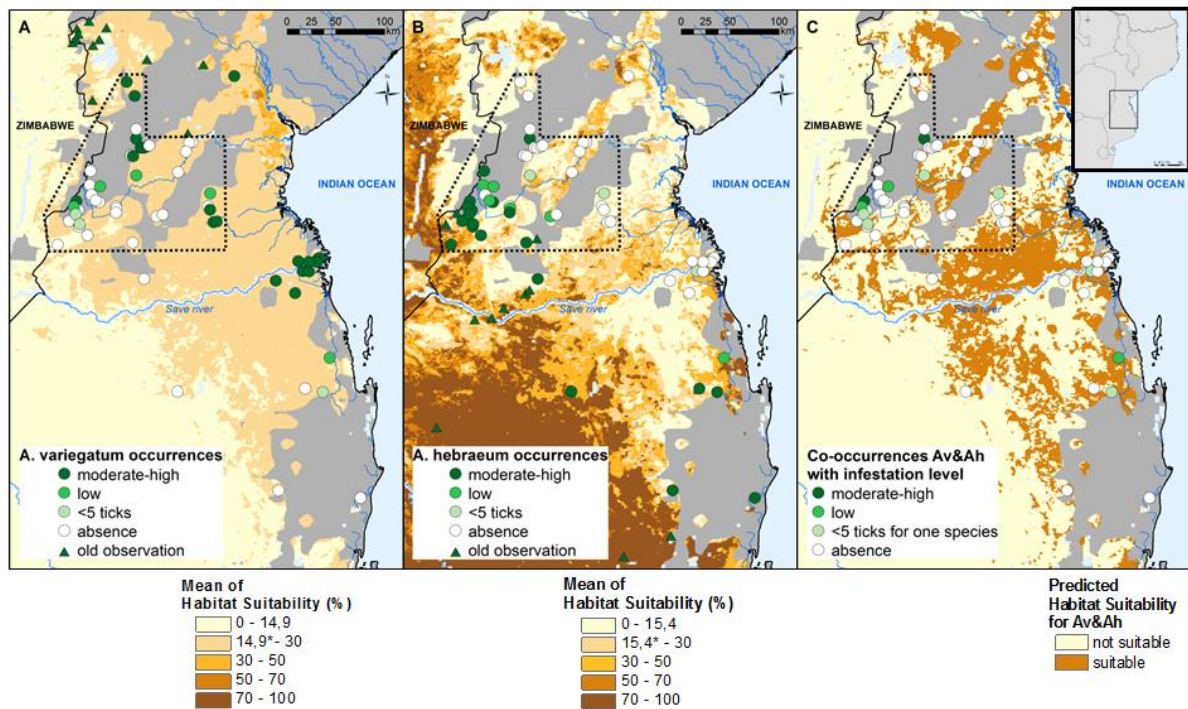


Figure 1. Distribution and predicted habitat suitability of (A) *A. variegatum* (Av), (B) *A. hebraeum* (Ah) and (C) co-occurrences within the Mozambican contact zone. In grey: masking of pixels with low environmental similarity to the calibration dataset of background points, identified via MESS analysis. Dotted lines: limits of quasi-exhaustive sampling of sites with cattle. \* Threshold values above which habitat was considered “suitable”.

**Figure 2**

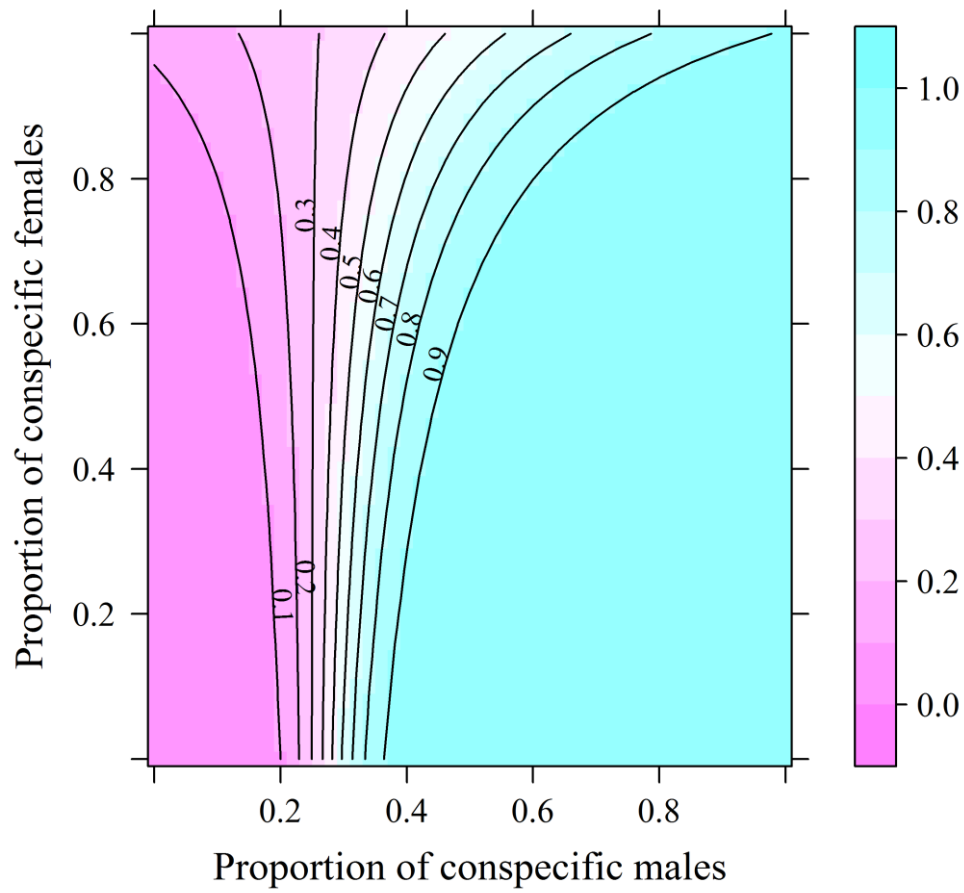


Figure 2. Proportion of conspecific mating ticks (*Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum*, colour key and contours) according to the proportion of conspecific males and females, as fitted by a beta-binomial logistic regression model.

**Figure 3**

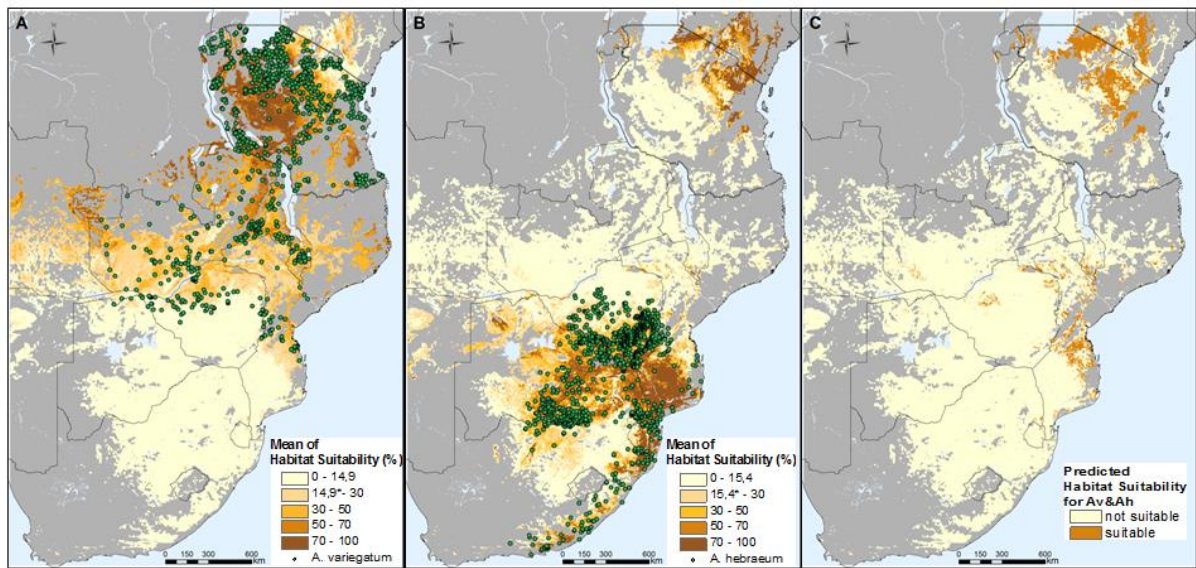


Figure 3. Distribution and predicted habitat suitability of (A) *A. variegatum* (Av), (B) *A. hebraeum* (Ah) and (C) co-occurrences across the south-east African region. In grey: masking of pixels with low environmental similarity to the calibration dataset of background points, identified via MESS analysis.

\* Threshold values above which habitat was considered as suitable.

**Figure 4**

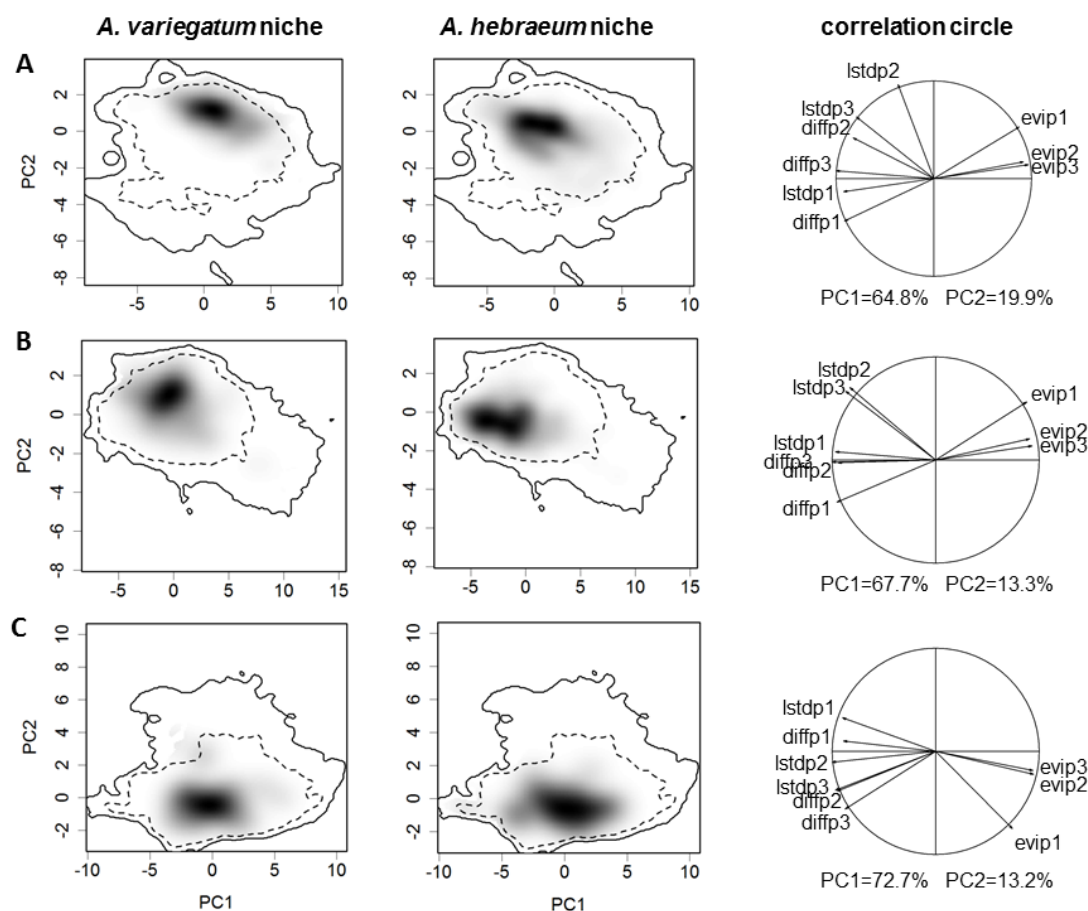


Figure 4. Niches of *A. variegatum* and *A. hebraeum* in an environmental space defined by the first two axes of a principal component analysis fitted to the entire range of conditions available in (A) the south-east African region, (B) Zimbabwe and (C) Mozambique.

Grey shading: probability density of species occurrence. Solid and dashed contour lines represent 100% and 50% of the available environment (background) respectively. Variables: p1, p2, p3= period 1,2, 3 respectively; lstd = sum of the monthly land surface temperature day; diff = sum of the monthly difference between day and night land surface temperatures; evi = sum of the monthly Enhanced Vegetation Index.



**Figure 5**

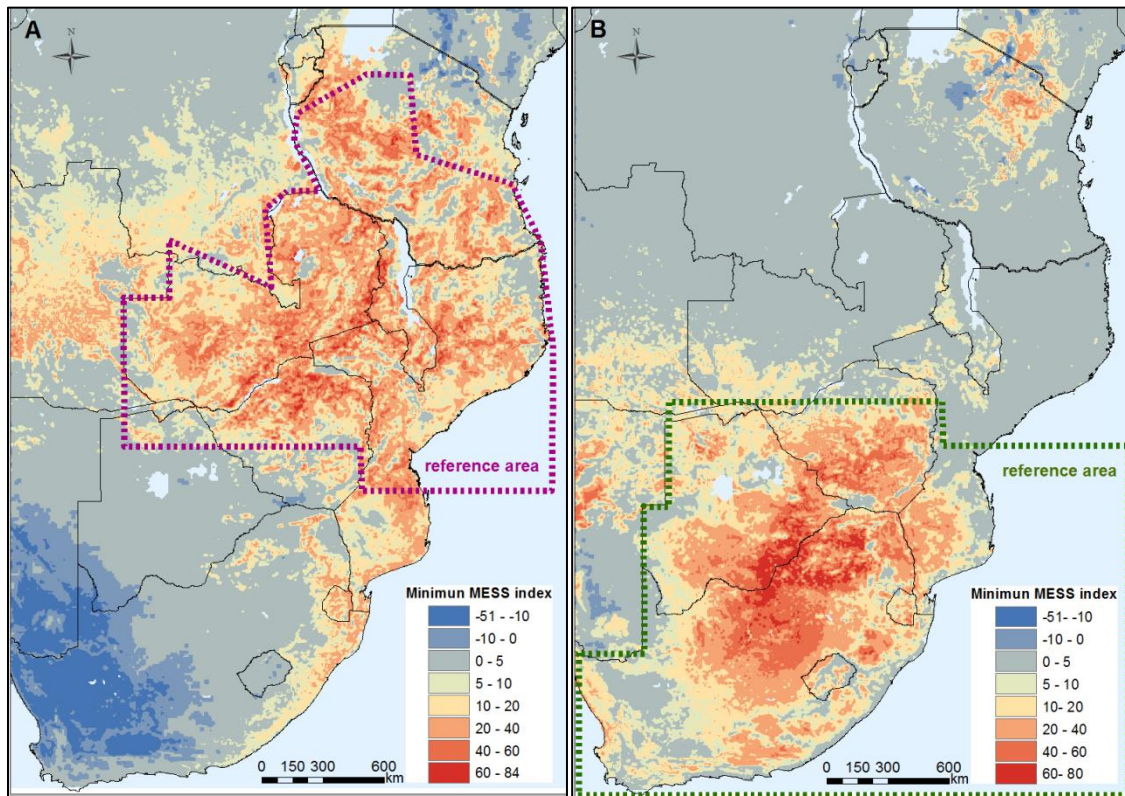


Figure 5: Environmental similarities, estimated as the minimum of the MESS index, of pixels to reference sets (A) the ‘area 1’ north of the contact zone where *A. variegatum* is found, or (B) the ‘area 2’ south of the contact zone where *A. hebraeum* is found.

**Figure 6**

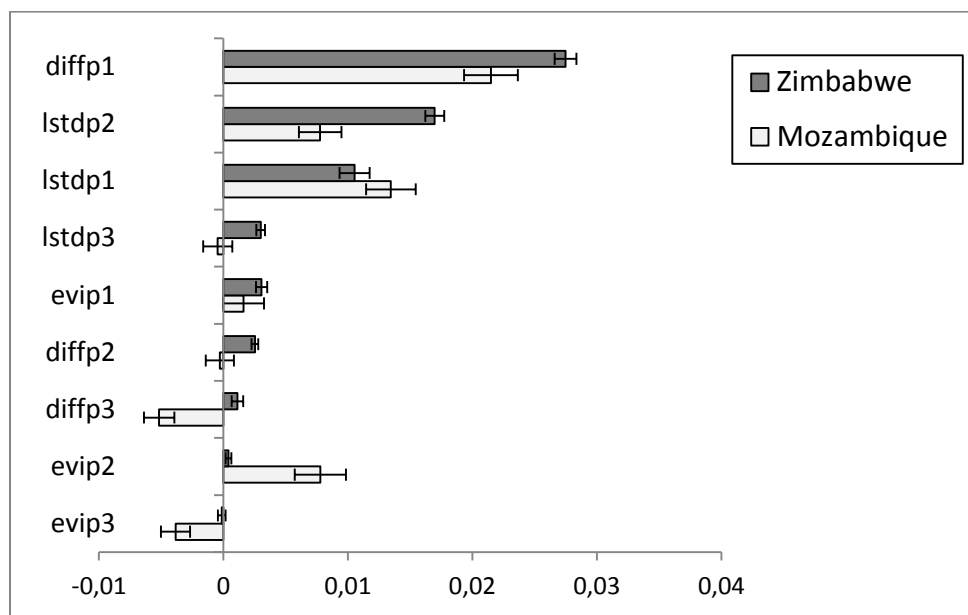


Figure 6: Variables providing greatest differentiation between the environmental niches of *A. variegatum* and *A. hebraeum* within the contact zones of Zimbabwe and Mozambique, quantified via the mean conditional permutation importance with random forest. Variables: p1, p2, p3= periods 1,2 & 3 respectively; lstd = sum of the monthly land surface temperature day; diff = sum of the monthly difference of day-night land surface temperature; evi = sum of the monthly Enhanced Vegetation Index.

## SUPPLEMENTARY DATA

### Appendix S1. Estimation of the probability to not detect ticks in an infested herd

The probability that we failed in detecting ticks in an infested herd was calculated as follows. Given the organizational constraints prevailing in each study site, animal examination was performed on animals that were either laid-down and / or restrained in a corridor or in a corral. Laying animals down, though time consuming, enables detailed examination and represents a gold-standard for which we assume perfect detection for identifying presence / absence of ticks on an animal. On the other hand, inspection of animals in corrals and corridors enables examining a greater number of animals, however tick detection is imperfect. Thus, the probability to fail to detect ticks when they are present within a herd is highly dependent on the methodology used and on the percentage of infested animals in the herd.

“Method A” and “method B” denote examination on laid-down animals or either in animals grouped in corridor or corral respectively. The animals (about 10 animals whenever possible) to be examined by method A were first chosen based on minimum infestation level by ticks, all the others animals present the day of the visit were examined using method B.

We defined:

N: number of animals in the herd

$n_A$ : number of animals examined by method A

$n_B$ : number of animals examined by method B

m: number of cattle infested by ticks in the herd (we explore sensitivity to this unknown parameter)

$I_H$ : herd infested by *Amblyomma* adults (i.e.  $m > 0$ )

$\mathcal{D}_H$ : No *Amblyomma* ticks detected in an infested herd

$\mathcal{D}_i$ : No *Amblyomma* ticks detected on an infested animal examined by method  $i$ , with  $i \in \{A, B\}$

$C_A$ : a random variable, the number of animals examined by method A on which *Amblyomma* was present

$C_B$ : a random variable, the number of animals examined by method B on which *Amblyomma* was present

$j$ : a realization of random variable  $C_B$ ,  $j \in \{1, \dots, t\}$  with  $t$  the minimum between  $n_B$  and  $m$ .

We estimated the probability to not detect *Amblyomma* ticks in an infested herd  $P(\mathcal{D}_H | I_H)$  for  $m$  varying from 1 to N as follows:



$$\begin{aligned}
P(\mathfrak{D}_H | I_H) &= P(\mathfrak{D}_H \cap C_A = 0 \cap C_B = 0) + P(\mathfrak{D}_H \cap C_A = 0 \cap C_B > 0) \\
&= \sum_{j=0}^t P(\mathfrak{D}_H \cap C_A = 0 \cap C_B = j) \\
&= \sum_{j=0}^t P(\mathfrak{D}_H | C_A = 0 \cap C_B = j) \times P(C_A = 0 \cap C_B = j) \\
&= \sum_{j=0}^t P(\mathfrak{D}_B)^j \times P(C_B = j \cap C_A = 0) \\
&= \sum_{j=0}^t P(\mathfrak{D}_B)^j \times P(C_B = j | C_A = 0) \times P(C_A = 0)
\end{aligned}$$

where  $P(\mathfrak{D}_B)$  corresponds to the **sensitivity of method B** (described below) and  $C_A$  and  $C_B$  are assumed to be distributed according to the following hypergeometric laws

$$\begin{aligned}
C_A &\sim \text{Hypergeometric}(N, m, n_A) \\
C_B &\sim \text{Hypergeometric}(N - n_A, m - C_A, n_B).
\end{aligned}$$

Then we estimated the **minimal herd prevalence  $M/N \times 100$**  at which we could detect *Amblyomma* presence with a probability greater than 95% given the sampling performed at the site.  $M$  is the minimum values of  $m$  above which  $P(\mathfrak{D}_H | I_H) \leq 0.05$ .

***Estimation of  $P(\mathfrak{D}_B)$ , the probability to fail to detect ticks on an infested animal examined in corridors or corrals (sensitivity of method B)***

We chose to estimate  $P(\mathfrak{D}_H | I_H)$  in estimating the probability to fail to detect between 1 to 5 ticks on an infested animal to simulating a low infestation. Thus our aim is to estimate expected value and 95% confidence intervals of the probability to fail to detect an animal infested between 1 to 5 ticks.

Since adult *Amblyomma* are large, easily recognizable and easily detectable ticks, and the cattle in question were short-haired, we assume that a single adult attached at an attachment site that an inspector was able to inspect easily was detected with probability one. We further assume that this detection probability can be reduced as a function of the visibility of the attachment site to the inspector. We also assume that tick attachment site preferences are unaffected by other ticks such that an attachment site choice occurs independently of other ticks. This is clearly a simplifying assumption since it is well known that *Amblyomma* ticks use AAAP pheromones to attract other individuals resulting in clusters of up to 20 cm in diameter.

The detection sensitivity, hereafter detectability, of one tick attached on a host is the joint probability that one tick attached at a given attachment site and that it was detected. To calculate this detectability we defined:

- 8 attachment sites: axillae region, scrotum/udder/inguinal region, anus/perineum/behind thighs region, tail, belly, head, dewlap, legs.
- 8 variations of method B that vary with respect to the visibility of the animal's body during inspection. This variation was assumed to arise from (i) the type of corridor or corral ("open corridor", "semi-closed corridor", "closed corridor", "corral" (Fig. a)), (ii) whether or not the inspection included palpation, and (iii) whether the animal was inspected on one side or two.

These 8 inspection methods were

method 1 - open corridor with palpation of animals, two sides examined

method 2 - open corridor with palpation of animals, only one side examined

method 3 - open corridor without palpation, two sides examined

method 4 - open corridor without palpation, only one side examined

method 5 - semi-open corridor, two sides examined

method 6 - closed corridor, only one side examined

method 7 - corral two sides examined

method 8 - corral only one side examined

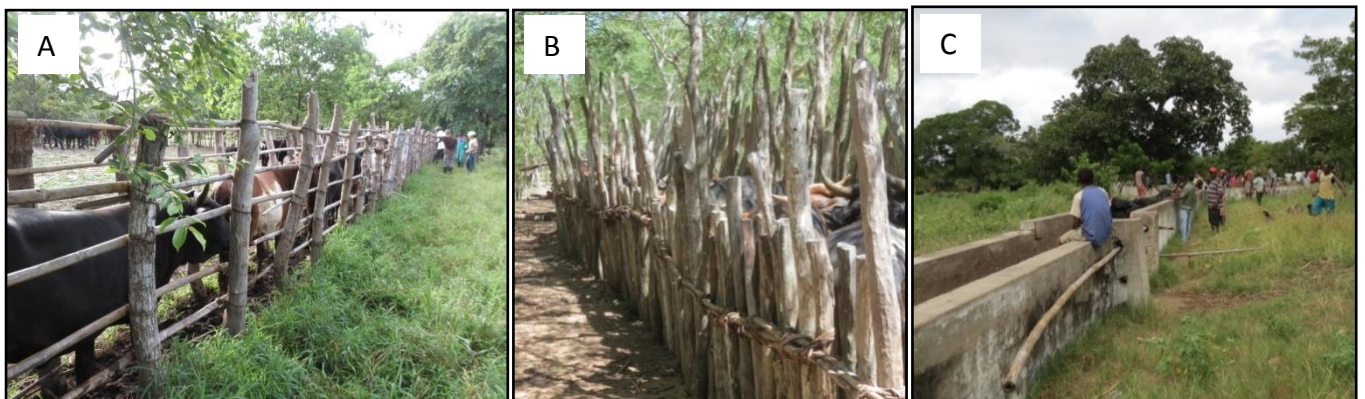


Figure a: pictures of a (A) "open corridor ", (B) "semi-open corridor", (C) "closed corridor"

The detectability of a tick at a given attachment site was assumed to vary linearly with the proportion of surface visible to inspection given the method of observation. We roughly estimated the proportion of surface visible to inspection for each attachment site and for each of the methods used (Table A).

	method 1	method 2	method 3	method 4	method 5	method 6	method 7	method 8
tail	1	1	1	1	1	1	1	1
anus/perineum/ behind thighs	1	1	1	1	1	0.8	0.8	0.8
inguinal region	0.6	0.5	0.3	0.25	0.3	0.1	0.1	0.05
axillae region	0.4	0.25	0.2	0.1	0.1	0	0.15	0.07
belly	0.9	0.9	0.45	0.45	0.6	0	0.6	0.3
dewlap	1	1	0.5	0.5	1	0.5	0.8	0.4
head	1	1	1	1	1	1	1	1
legs/feet	0.8	0.8	0.4	0.4	0.8	0	0.8	0.4

Table A: proportion of surface visible for each attachment site and for each observation method

We define:

$s$  : an index for a given site,  $s \in \{1, \dots, 7\}$

$i$  : an index for a given inspection method,  $i \in \{1, \dots, 8\}$

$\mathfrak{D}_{Bi}$  : the event that ticks were not detected on an infested animal inspected using method  $i$

$\mathfrak{D}_{Bis}$  : the event that ticks were not detected at an infested site  $s$  using method  $i$

$T_s$  : a random variable, the number of ticks at attachment site  $s$

$T_g$  : a random variable, total number of ticks globally (at all attachment sites)

$k_s$  : a realization of random variable  $T_s$

$\mathbf{k}$  : a vector of the 7 values of  $k_s$ , i.e.  $\mathbf{k} = \{k_1, \dots, k_7\}$

$k_g$  : a realization of random variable  $T_g$ , i.e.  $k_g = k_1 + \dots + k_7$

$\mathbf{p}$  : a vector of attachment site choice probabilities

$m_s$  : number of males found at attachment site  $s$  (described below)

The probability of failing to detect ticks using inspection method  $i$  was derived as follows

$$\begin{aligned}
P(\mathfrak{D}_{Bi} | T_g = k_g) &= \int P(\mathfrak{D}_{Bi}, T_1 = k_1, \dots, T_7 = k_7 | T_g = k_g) d\mathbf{k} \\
&= \int P(T_1 = k_1, \dots, T_7 = k_7 | T_g = k_g) \prod_{s=1}^7 P(\mathfrak{D}_{Bis} | T_s = k_s) d\mathbf{k}
\end{aligned}$$

where, given  $P(\mathfrak{D}_{Bis} | T_s = 1)$ , the probability of failing to detect a single tick given the visibility of site  $s$  under method  $i$  (see table A), we assume  $P(\mathfrak{D}_{Bis} | T_s = k_s) = P(\mathfrak{D}_{Bis} | T_s = 1)^{k_s}$ , which implies that detectability increases geometrically with tick infestation. The vector  $\{T_1 = k_1, \dots, T_7 = k_7\}$  is assumed to be distributed according to

$$(T_1 = k_1, \dots, T_7 = k_7) \sim \text{Multinomial}(k_g, \mathbf{p})$$

For the vector  $\mathbf{p}$ , we adopt a prior that is conjugate to the above multinomial. In other words we assume

$$\mathbf{p} \sim \text{Dirichlet}(1 + m_1, \dots, 1 + m_7)$$

where  $m_s$  correspond to “tick counts per attachment site”, quantified using all counts of *Amblyomma* males obtained from attachment site  $s$  from laid-down animals inspected at the numerous study sites within Mozambique. Only data from animals infested with less than 30 ticks was used in order to have a distribution corresponding to lightly infested animals. Since attachment site preferences were observed to be similar for *A. variegatum* and *A. hebraeum* males, we used 102 animals infested by *A. variegatum* or *A. hebraeum* to obtain  $m_s$ .

### **Monte-Carlo simulation and uncertainty**

Our aim was to estimate the expected value and 95% confidence intervals of the probabilities  $P(\mathfrak{D}_{Bi}|T_g \in [1, \dots, 5])$  so that they could be used as estimates of  $P(\mathfrak{D}_B)$  when calculating the probability of failing to detect ticks in an infested herd,  $P(\mathfrak{D}_H|I_H)$ . For this first step, we used Monte-Carlo simulation to perform the necessary integration and account for uncertainty in vector  $\mathbf{p}$ . The following routine was run for 100000 iterations and repeated five time with the global number of ticks on the animal,  $k_g$ , fixed to successive values in the interval  $1, \dots, 5$

- 1)  $\mathbf{p}$  was drawn from its Dirichlet distribution (see above)
- 2)  $\mathbf{k}$  was drawn from its Multinomial distribution given  $\mathbf{p}$  (see above)
- 3) The product  $P(\mathfrak{D}_{Bi}|\mathbf{k}) = \prod_{s=1}^7 P(\mathfrak{D}_{Bi}|T_s = 1)^{k_s}$  was calculated and stored

Then the expected value and 95% CIs of  $P(\mathfrak{D}_{Bi}|T_g \in [1, \dots, 5])$  were obtained in selecting for each of the 100000 iterations a random number comprised between 1 to 5, that gives the corresponding stored values of  $P(\mathfrak{D}_{Bi}|\mathbf{k})$ , and calculating the mean and quantiles 2.5% and 75% on the selected values.

### **Uncertainty on the estimation of $P(\mathfrak{D}_H|I_H)$**

The routine to generate  $P(\mathfrak{D}_H|I_H)$  was run for 10000 iterations. At each iteration, the value of  $P(\mathfrak{D}_{Bi}|\mathbf{k})$  was generated in selecting a random number between 1 and 5 and taking the correspondent value of  $P(\mathfrak{D}_{Bi}|\mathbf{k})$  stored previously. We then estimated the expected value and 95% CIs of  $P(\mathfrak{D}_H|I_H)$  in calculating the mean and quantiles 2.5% and 75% on the 10000 stored values.

We then estimate the corresponding expected values and 95% CIs of MH95, the minimum values of  $m$  above which  $P(\mathfrak{D}_H|I_H) \geq 0.95$ , in using respectively the mean and quantiles 2.5% and 75% of  $P(\mathfrak{D}_H|I_H)$ .

We used the expected value of  $P(\mathfrak{D}_{Bi}|T_g \in [1, \dots, 5])$  to estimate MHP95 at each sampled site in Mozambique.

## Results

### 1/ Probability to fail to detect ticks on an infested animal $P(\mathcal{D}_B)$

The expected value and 95% CIs of  $P(\mathcal{D}_{Bi}|T_g \in [1, \dots, 5])$ , the probability to fail to detect ticks on an animal hosting one to five adult *Amblyomma* were calculated for each observation method and are presented in table B.

	method 1	method 2	method 3	method 4	method 5	method 6	method 7	method 8
Mean	0.11	0.2751	0.1573	0.3199	0.2833	0.51	0.2995	0.444
Q2.5%	0	0	0	0	0	0	0.0064	0.0202
Q97.5%	0.6	0.8	0.75	0.9	0.9	1	0.85	0.93

Table B: mean and 95% CIs of the probability to fail to detect one to five ticks infesting one animal according to the method of observation

### 2/ Probability to fail to detect ticks on an infested herd $P(\mathcal{D}_H|I_H)$

Table C presented the expected value of and 95% CIs of MHP95 for different values of  $n_B$  and value of  $N = 500$ . For  $N > 500$ , the estimated values of MHP95 are closed to the values in table C.

When the number of animals in an area is superior to 500, examining at least 50 animals is reasonable to detect tick presence if the animal prevalence is superior to 20% for all the method of observation.

When the number of animals examined is lower, the expected value of MHP95 is comprised between 11 and 23% for all the methods but 2: the method 6 (closed corridor) and 8 (corral with only one side of the animals examined).

$n_B$	Quantile	Method							
		1	2	3	4	5	6	7	8
10	mean	40.8	54	44.2	60.8	56	*	58.6	88
	Q2.5%	34,8	34,8	34,8	34,8	35,2	34,8	37	43,4
	Q97.5%	57,2	87	66,4	*	93,8	*	91	*
30	mean	11.6	14.8	12.6	16	15	23	15.6	20.6
	Q2.5%	10,2	10,2	10,2	10,2	10,2	10,2	10,8	12,4
	Q97.5%	15,2	20,6	17	23	22,6	41	21,2	29,4
50	mean	6.6	8.4	7.2	9.2	8.6	13	8.8	11.6
	Q2.5%	6	6	6	6	6	6	6,4	7
	Q97.5%	8,6	11,6	9,8	12,8	12	21,8	11,8	16

Table C: Expected value and 95% CIs of MHP95 for different values of  $n_B$  and  $N = 500$ . \*probability to fail to detect tick on an infested herd is superior to 0.05.

## Appendix S2. References of tick records used for the analysis

### Raw data used in published literature

\* reference of tick records selected in Cumming's database (1998)

Cumming, G.S. (1998) Host preference in African ticks (Acari: Ixodida): a quantitative data set. *Bulletin of Entomological Research*, **88**, 379-406.

Baker, J., Jordaan, J. & Robertson, W. (1981) A comparison of the resistance spectra to ixodicides of *Boophilus decoloratus* (Koch) and *Boophilus microplus* (Canestrini) in the Republic of South Africa and Transkei. *Proceedings of a Conference on Tick Biology and Control, Rhodes University, Grahamstown*, pp. 103-108.

\*Berggren, S. (1978) Cattle ticks in Malawi. *Vet Parasitol*, **4**, 289-297.

Boomker, J., DuPlessis, W. & Boomker, E.A. (1983) Some helminth and arthropod parasites of the grey duiker, *Sylvicapra grimmia*. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **50**, 233-241.

Bryson, N., Horak, I., Venter, E. & Yunker, C. (2000) Collection of free-living nymphs and adults of *Amblyomma hebraeum* (Acari: Ixodidae) with pheromone/carbon dioxide traps at 5 different ecological sites in heartwater endemic regions of South Africa. *Exp Appl Acarol*, **24**, 971-982.

Chatikobo, P., Kusina, N., Hamudikuwanda, H. & Nyoni, O. (2004) A monitoring study on the prevalence of dermatophilosis and parafilariosis in cattle in a smallholder semi-arid farming area in Zimbabwe. *Tropical Animal Health and Production*, **36**, 207-215.

De Matos, C., Sitoe, C., Neves, L., Nothling, J.O. & Horak, I.G. (2009) The comparative prevalence of five ixodid tick species infesting cattle and goats in Maputo Province, Mozambique. *Onderstepoort J Vet Res*, **76**, 201-208.

Estrada-Peña, A., Horak, I.G. & Petney, T. (2008) Climate changes and suitability for the ticks *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Ixodidae) in Zimbabwe (1974–1999). *Vet Parasitol*, **151**, 256-267.

Fourie, L. & Horak, I. (1990) Parasites of cattle in the south western Orange Free State. *Journal of the South African Veterinary Association*, **61**, 27-28.

Fourie, L. & Horak, I. (1991) The seasonal activity of adult ixodid ticks on Angora goats in the south western Orange Free State. *Journal of the South African Veterinary Association*, **62**, 104.

Fourie, L., Horak, I. & Marais, L. (1988) The seasonal abundance of adult ixodid ticks on Merino sheep in the south-western Orange Free State. *Journal of the South African Veterinary Association*, **59**, 191.

Fyumagwa, R.D., Runyoro, V., Horak, I.G. & Hoare, R. (2007) Ecology and control of ticks as disease vectors in wildlife of the Ngorongoro Crater, Tanzania. *South African Journal of Wildlife Research*, **37**, 79-90.

Golezardy, H. & Horak, I.G. (2007) Ticks (Acari: Ixodidae) collected from animals in three western, semi-arid nature reserves in South Africa.

Horak, I., De Vos, V. & Brown, M.R. (1983) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XVI. Helminth and arthropod parasites of blue and black wildebeest (*Connochaetes taurinus* and *Connochaetes gnou*). *Onderstepoort J Vet Res*, **50**, 243.

Horak, I., De Vos, V. & De Klerk, B. (1984) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XVII. Arthropod parasites of Burchell's zebra, *Equus burchelli*, in the eastern Transvaal Lowveld. *Onderstepoort J Vet Res*, **51**, 145.

Horak, I. & Fourie, L. (1992) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XXXI. Adult ixodid ticks on sheep in the Cape Province and in the Orange Free State. *Onderstepoort J Vet Res*, **59**, 275.

Horak, I., Knight, M. & Williams, E. (1991) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XXVIII. Helminth and arthropod parasites of Angora goats and kids in Valley Bushveld. *Onderstepoort J Vet Res*, **58**, 253-260.

- Horak, I., MacIvor, K. & Greeff, C. (2001) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XXXIX. Helminth and arthropod parasites of Angora goats in the southern Karoo. *Onderstepoort J. Vet. Res*, **68**, 27-35.
- Horak, I., Potgieter, F., Walker, J.B., Vos, V.d. & Boomker, J. (1983) The ixodid tick burdens of various large ruminant species in South African nature reserves. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **50**, 221-228.
- Horak, I., Williams, E. & Van Schalkwyk, P. (1991) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XXV. Ixodid ticks on sheep in the north-eastern Orange Free State and in the eastern Cape Province. *Onderstepoort J Vet Res*, **58**, 115.
- Horak, I.G., Gallivan, G.J. & Spickett, A.M. (2011) The dynamics of questing ticks collected for 164 consecutive months off the vegetation of two landscape zones in the Kruger National Park (1988–2002). I. Total ticks, *Amblyomma hebraeum* and *Rhipicephalus decoloratus*. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **78**.
- Horak, I.G., Golezardy, H. & Uys, A. (2007) Ticks associated with the three largest wild ruminant species in southern Africa. *Onderstepoort J Vet Res*, **74**, 231-242.
- Horak, I.G., Nyangiwe, N., De Matos, C. & Neves, L. (2009) Species composition and geographic distribution of ticks infesting cattle, goats and dogs in a temperate and in a subtropical region of south-east Africa. *Onderstepoort J Vet Res*, **76**, 263-276.
- Londt, J., Horak, I. & De Villiers, I. (1979) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XIII. The seasonal incidence of adult ticks (Acarina: Ixodidae) on cattle in the Northern Transvaal. *Onderstepoort J Vet Res*, **46**, 31.
- Lynen, G., Zeman, P., Bakuname, C., Giulio, G., Mtui, P., Sanka, P. & Jongejan, F. (2007) Cattle ticks of the genera *Rhipicephalus* and *Amblyomma* of economic importance in Tanzania: distribution assessed with GIS based on an extensive field survey. *Experimental and Applied Acarology*, **43**, 303-319.
- MacIvor, K.d.F. & Horak, I.G. (2003) Ixodid ticks of Angora and Boer goats, grysbok, common duikers, kudu and scrub hares in Valley Bushveld in the Eastern Cape Province, South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **70**, 39.
- MacIvor, K.M. (1982) An ecological study of the ixodid ticks *Rhipicephalus glabroscutatum* (Du Toit, 1941). M.Sc. thesis, Rhodes University.
- \*MacLeod, J. (1970) Tick infestation patterns in the southern province of Zambia. *Bulletin of Entomological Research*, **60**, 253-274.
- \*MacLeod, J., Colbo, M., Madbouly, M. & Mwanaumo, B. (1977) Ecological studies of ixodid ticks (Acari: Ixodidae) in Zambia. III. Seasonal activity and attachment sites on cattle, with notes on other hosts. *Bulletin of Entomological Research*, **67**, 163-173.
- \*MacLeod, J. & Mwanaumo, B. (1978) Ecological studies of ixodid ticks (Acari: Ixodidae) in Zambia. IV. Some anomalous infestation patterns in the northern and eastern regions. *Bulletin of Entomological Research*, **68**, 409-429.
- \*Mason, C. & Norval, R. (1980) The ticks of Zimbabwe. I. The genus *Boophilus*. *Zimbabwe Veterinary Journal*, **11**, 36-43.
- Mooring, M.S., Mazhowu, W. & Scott, C.A. (1994) The effect of rainfall on tick challenge at Kyle Recreational Park, Zimbabwe. *Exp Appl Acarol*, **18**, 507-520.
- Munang'andu, H.M., Siamudaala, V., Matandiko, W., Mulumba, M., Nambota, A., Munyeme, M., Mutoloki, S. & Nonga, H. (2009) Detection of *Theileria parva* antibodies in the African buffalo (*Syncerus caffer*) in the livestock–wildlife interface areas of Zambia. *Vet Parasitol*, **166**, 163-166.
- Ndhlovu, D.N., Makaya, P. & Penzhorn, B.L. (2009) Tick infestation, and udder and teat damage in selected cattle herds of Matabeleland South, Zimbabwe. *Onderstepoort J Vet Res*, **76**, 235-248.
- Neves, L., Afonso, S. & Horak, I. (2004) Ixodid ticks on dogs in southern Mozambique. *Onderstepoort J Vet Res*, **71**, 279-283.

- \*Norval, R. (1981) The ticks of Zimbabwe. III. *Rhipicephalus evertsi evertsi*. *Zimbabwe Veterinary Journal*, **12**, 31-35.
- \*Norval, R. (1982) ticks of Zimbabwe. IV. The genus *Hyalomma*. *Zimbabwe Veterinary Journal*.
- \*Norval, R. (1985) ticks of Zimbabwe. XII. The lesser known *Rhipicephalus* species. *Zimbabwe Veterinary Journal*.
- Norval, R., Andrew, H. & Meltzer, M. (1991) Seasonal occurrence of the bont tick (*Amblyomma hebraeum*) in the southern lowveld of Zimbabwe. *Exp Appl Acarol*, **13**, 81-96.
- \*Norval, R., Daillecourt, T. & Pegram, R. (1982) ticks of Zimbabwe. VI. The *Rhipicephalus sanguineus* group. *Zimbabwe Veterinary Journal*.
- \*Norval, R. & Mason, C. (1981) ticks of Zimbabwe. II. The life cycle, distribution and hosts of *Rhipicephalus simus* Koch, 1844. *Zimbabwe Veterinary Journal*.
- \*Norval, R., Spickett, A. & Clifford, C. (1987) The ticks of Zimbabwe. XVI. The genus *Ixodes*. *Zimbabwe Veterinary Journal*, **18**, 1-10.
- \*Norval, R. & Tebele, N. (1982) ticks of Zimbabwe. V. *Rhipicephalus lunulatus* and *Rhipicephalus tricuspidis*. *Zimbabwe Veterinary Journal*.
- \*Norval, R., Walker, J.B. & Colborne, J. (1982) The ecology of *Rhipicephalus zambeziensis* and *Rhipicephalus appendiculatus* (Acarina, Ixodidae) with particular reference to Zimbabwe. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **49**, 181-190.
- Nyangiwe, N. & Horak, I.G. (2007) Goats as alternative hosts of cattle ticks. *Onderstepoort J Vet Res*, **74**, 1-7.
- \*Paine, G.D. (1982) Ticks (Acari: Ixodoidea) in Botswana. *Bulletin of Entomological Research*, **72**, 1-16.
- \*Pegram, R., Perry, B. & Schels, H. (1984) Seasonal dynamics of the parasitic and non-parasitic stages of cattle ticks in Zambia. *Acarology VI/editors, DA Griffiths and CE Bowman*.
- Peter, T., Perry, B., O'Callaghan, C., Medley, G., Mlambo, G., Barbet, A. & Mahan, S. (1999) Prevalence of *Cowdria ruminantium* infection in *Amblyomma hebraeum* ticks from heartwater-endemic areas of Zimbabwe. *Epidemiology and Infection*, **123**, 309-316.
- Peter, T.F., Perry, B.D., O'Callaghan, C.J., Medley, G.F., Shumba, W., Madzima, W., Burrridge, M.J. & Mahan, S.M. (1998) Distributions of the vectors of heartwater, *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae), in Zimbabwe. *Exp Appl Acarol*, **22**, 725-740.
- Rechav, Y. (1987) Resistance of Brahman and Hereford cattle to African ticks with reference to serum gamma globulin levels and blood composition. *Exp Appl Acarol*, **3**, 219-232.
- Rechav, Y., Kostrzewski, M. & Els, D. (1991) Resistance of indigenous African cattle to the tick *Amblyomma hebraeum*. *Exp Appl Acarol*, **12**, 229-241.
- Spickett, A., Horak, I., Braack, L. & Van Ark, H. (1991) Drag-sampling of free-living ixodid ticks in the Kruger National Park. *Onderstepoort J Vet Res*, **58**, 27.
- Spickett, A.M., Heyne, I.H. & Williams, R. (2011) Survey of the livestock ticks of the North West province, South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **78**, 1-12.
- Swai, E., Mtui, P., Chang'a, A. & Machange, G. (2008) The prevalence of serum antibodies to *Ehrlichia ruminantium* infection in ranch cattle in Tanzania: a cross-sectional study. *Journal of the South African Veterinary Association*, **79**, 71-75.
- \*Tandon, S. (1991) The ixodid ticks of Zambia (Acarina: Ixodidae). A study of distribution, ecology and host relationships. *Records of the zoological survey of India, occasional paper*, **134**, 1-175.
- Uys, A. & Horak, I. (2005) Ticks on crested francolins, *Francolinus sephaena*, and on the vegetation on a farm in Limpopo Province, South Africa: research communication. *Onderstepoort J Vet Res*, **72**, 339-343.
- Walker, J.B. (1991) A review of the ixodid ticks (Acari, Ixodidae) occurring in southern Africa. *Onderstepoort J Vet Res*, **58**, 81-105.
- \*Walker, J.B., Mehltz, D. & Jones, G. (1978) *Notes on the ticks of Botswana*. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit.
- Webb, E. & David, M. (2002) The efficacy of neem seed extract (*Azadirachta indica*) to control tick infestation in Tswana, Simmentaler and Brahman cattle. *South African Journal of Animal Science*, **32**, 1-6.



Zieger, U., Horak, I.G. & Cauldwell, A. (1998) Dynamics of free-living ixodid ticks on a game ranch in the Central Province, Zambia. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **65**, 45.

### **Unpublished tick records**

Other data in South Africa given by A. Spickett: records from an unstructured national tick survey conducted during 2006-2009 in the Limpopo, Mpumalanga, KwaZulu-Natal, Gauteng, Northern and Eastern provinces; records from an intensive tick survey of the Free State province conducted in 2007-2008, and data of *ad hoc* routine identifications between 2008-2010 contained in the ARC-OVI database.

Other data in Mozambique given by L. Neves: unpublished records from several tick surveys conducted between 2001 – 2010.

**Appendix S3. List of tick species of ruminants chose to select background points and references**

*Amblyomma gemma*, *A. hebraeum*, *A. lepidum*, *A. variegatum*

*Haemaphysalis aciculifer*, *Haemaphysalis parvata*, *Haemaphysalis silacea*

*Hyalomma marginatum rufipes*, *Hyalomma rufipes*, *Hyalomma truncatum*

*Ixodes calvipes*, *I. neitzi*, *I. pilosus*, *I. rubicundus*

*Margaropus winthemi*

*Ornithodoros savignyi*

*Otobius megnini*

*Rhipicephalus (Boophilus) decoloratus*, *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*

*Rhipicephalus aquatilis*, *R. capensis*, *R. compositus*, *R. evertsi*, *R. evertsi evertsi*, *R. follii*, *R. glabroscutatus*, *R. intrepidus*, *R. kochi* group, *R. longus*, *R. lunulatus*, *R. maculatus*, *R. muelhensis*, *R. nitens*, *R. punctatus*, *R. pravus*, *R. sculptus*, *R. simus*, *R. tricuspis*, *R. turanicus*, *R. zambeziensis*.

Table S1. Attachment sites of *A. variegatum* and *A. hebraeum* males on hosts infested by one or two species of *Amblyomma* in Mozambique

Sites of attachment to hosts	No. of <i>A. variegatum</i> males				No. of <i>A. hebraeum</i> males			
	on hosts infested by one species of tick (n=45)		on hosts infested by two species of tick (n=35)		on hosts infested by one species of tick (n=57)		on hosts infested by two species of tick (n=35)	
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
tail	0	0	0	0	1	0.2	0	0
perineum/ behind thighs	45	17.3	34	15.6	72	14.5	27	21.4
inguinal	150	57.7	82	37.6	240	48.5	60	47.6
axillae	51	19.6	93	42.7	138	27.9	37	29.4
belly	7	2.7	4	1.8	43	8.7	1	0.8
dewlap	1	0.4	5	2.3	0	0	1	0.8
head	0	0	0	0	0	0	0	0
legs/feet	6	2.3	0	0	1	0.2	0	0
Total	260		218		494		126	

Table S2. Attachments sites of *A. variegatum* and *A. hebraeum* females on hosts infested by one or two species of ticks in Mozambique

Sites of attachment to hosts	No. of <i>A. variegatum</i> females				No. of <i>A. hebraeum</i> females			
	on hosts infested by one species of tick (n=45)		on hosts infested by two species of tick (n=35)		on hosts infested by one species of tick (n=57)		on hosts infested by two species of tick (n=35)	
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
tail	0	0	0	0	0	0	0	0
perineum/ behind thighs	16	21.6	15	18.8	40	23.1	12	28.6
inguinal	38	51.3	28	35	69	39.9	20	47.6
axillae	14	18.9	35	43.8	52	30.1	10	23.8
belly	2	2.7	0	0,00	11	6.3	0	0
dewlap	1	1.4	2	2.5	0	0	0	0
head	0	0,00	0	0	0	0	0	0
legs/feet	3	4.1	0	0	1	0.6	0	0
Total	74		80		173		42	

**Figure S1**

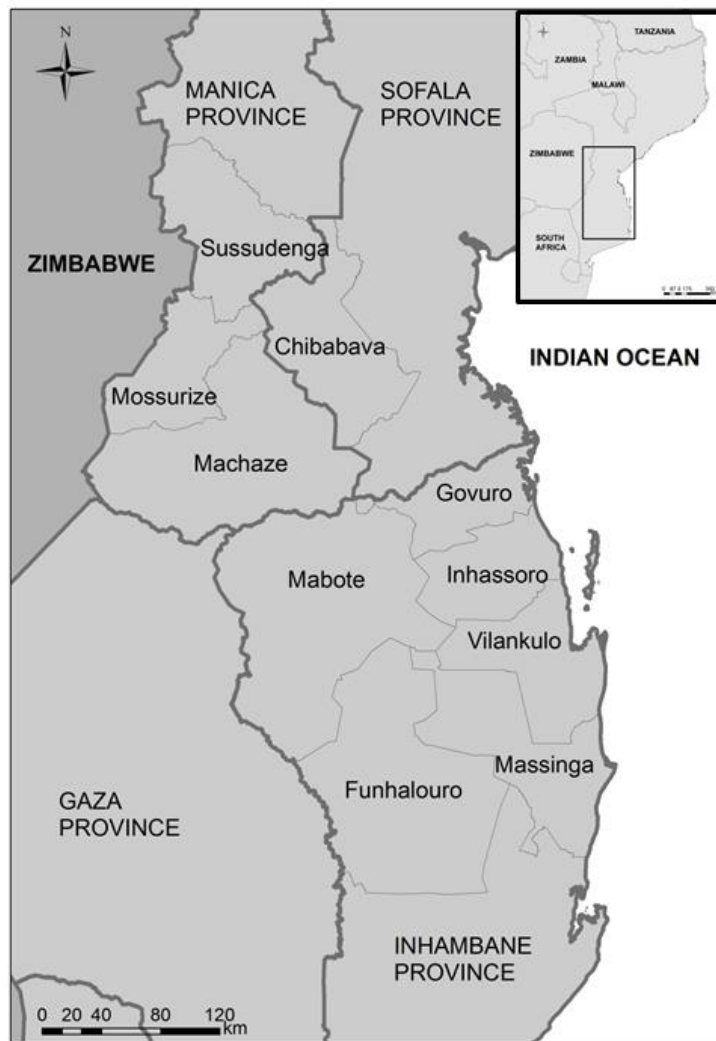


Figure S1. Districts visited in Mozambique during the tick survey conducted in 2011-2013

**Figure S2**

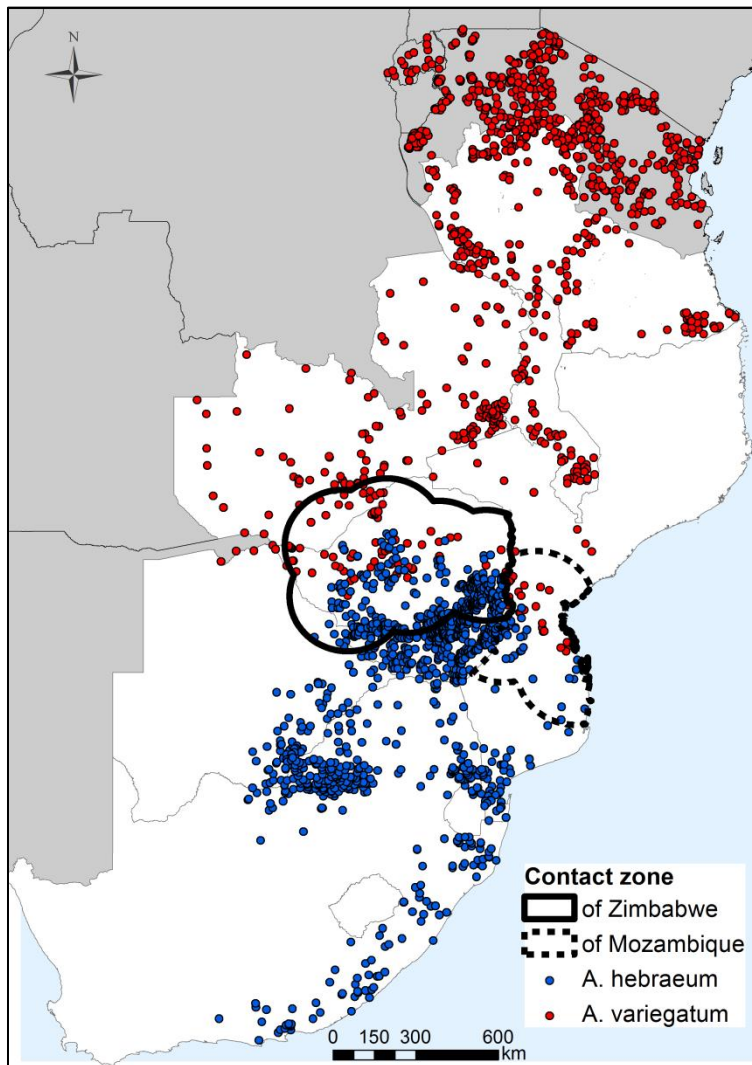


Figure S2. Areas selected for environmental niche analysis of *A. variegatum* and *A. hebraeum* with an unimodal rainfall pattern in blank; and delimitation of the two contact zones in Zimbabwe and Mozambique.

**Figure S3**

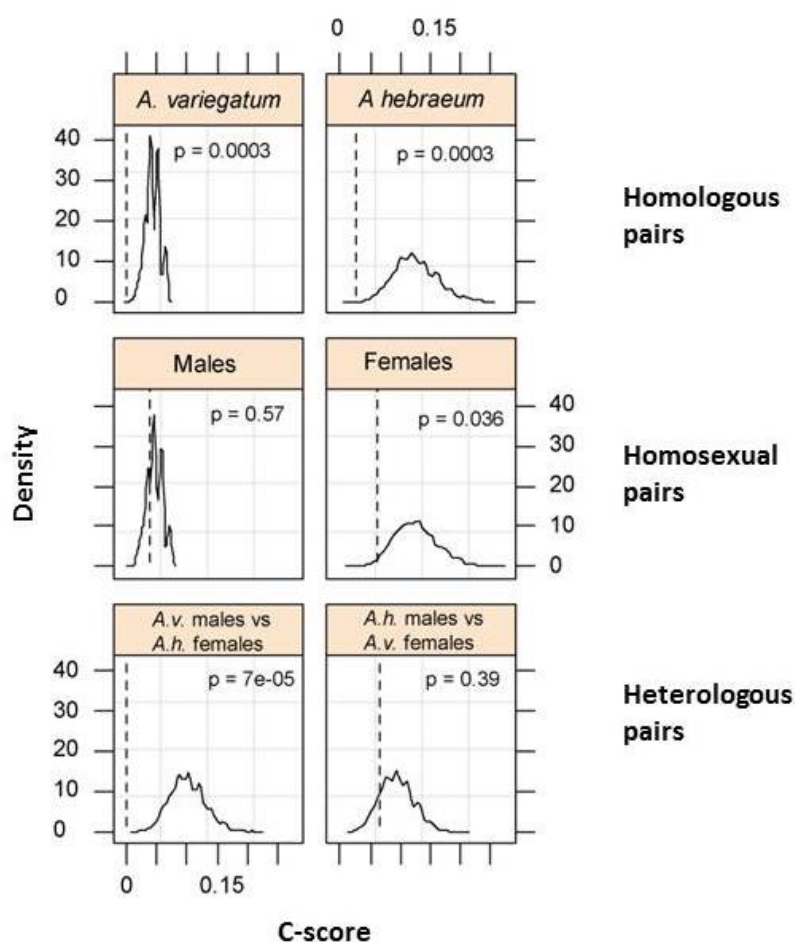


Figure S3. C-scores of homologous and heterologous heterosexual pairs and homosexual pairs of heterologous species at host level (dotted line), as compared to the distribution frequencies of 10,000 Monte Carlo simulations using the same frequency for each group in the sample, and independent distributions (null model).

**Figure S4**

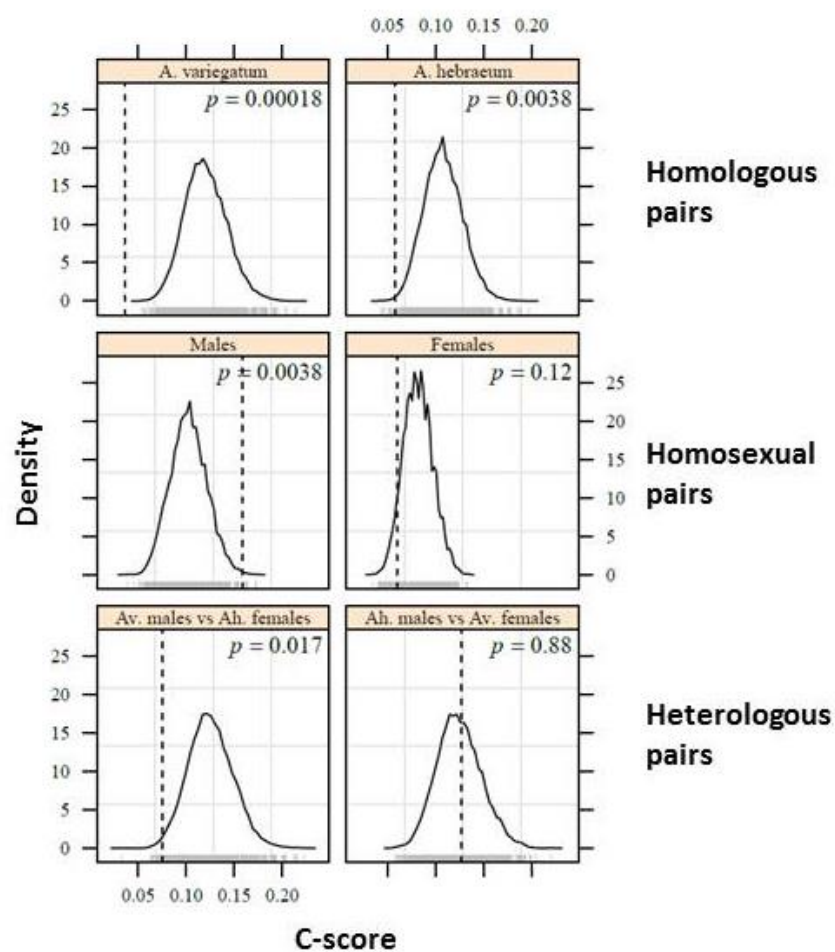


Figure S4. C-scores of homologous and heterologous heterosexual pairs and homosexual pairs of heterologous species at cluster level (dotted line), as compared to the distribution frequencies of 10,000 Monte Carlo simulations using the same frequency for each group in the sample, and independent distributions (null model)

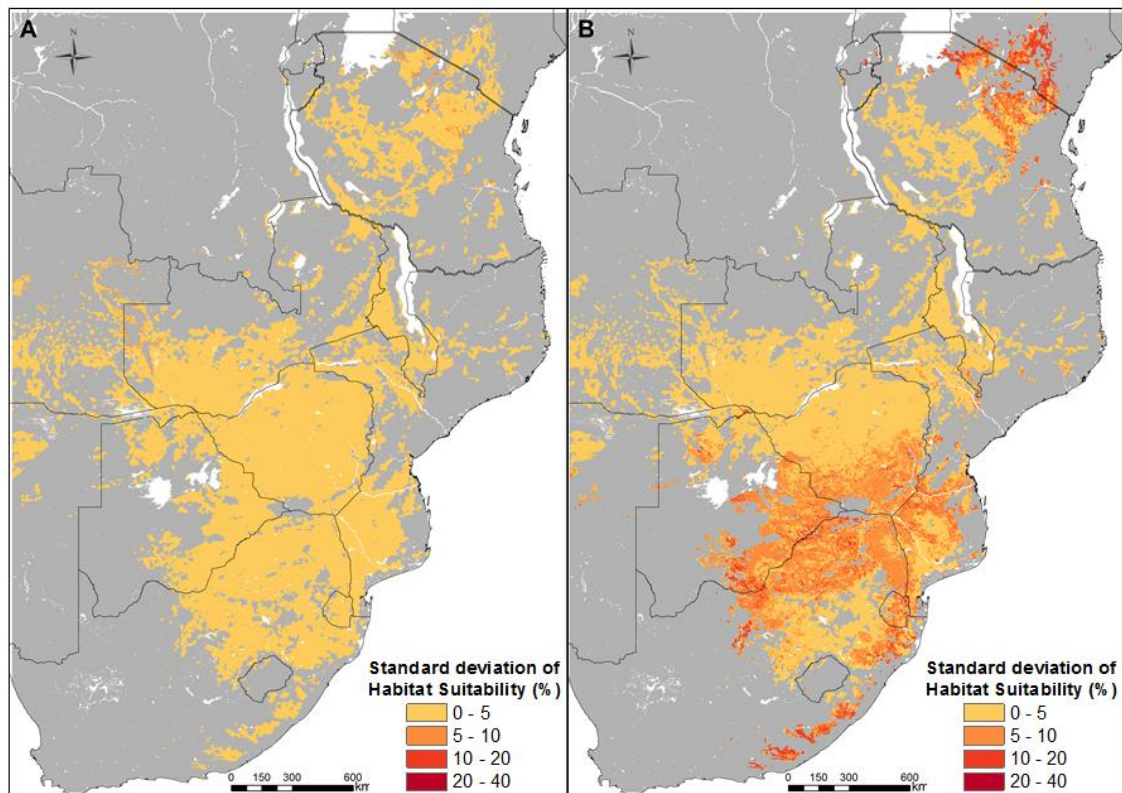


Figure S5. Standard deviation of predicted habitat suitability of (A) *A. variegatum* (Av), (B) *A. hebraeum* (Ah). In grey: predicted habitat suitability considered as non-informative (pixels having low environmental similarities with the calibration dataset of the background points).



**Figure S6**

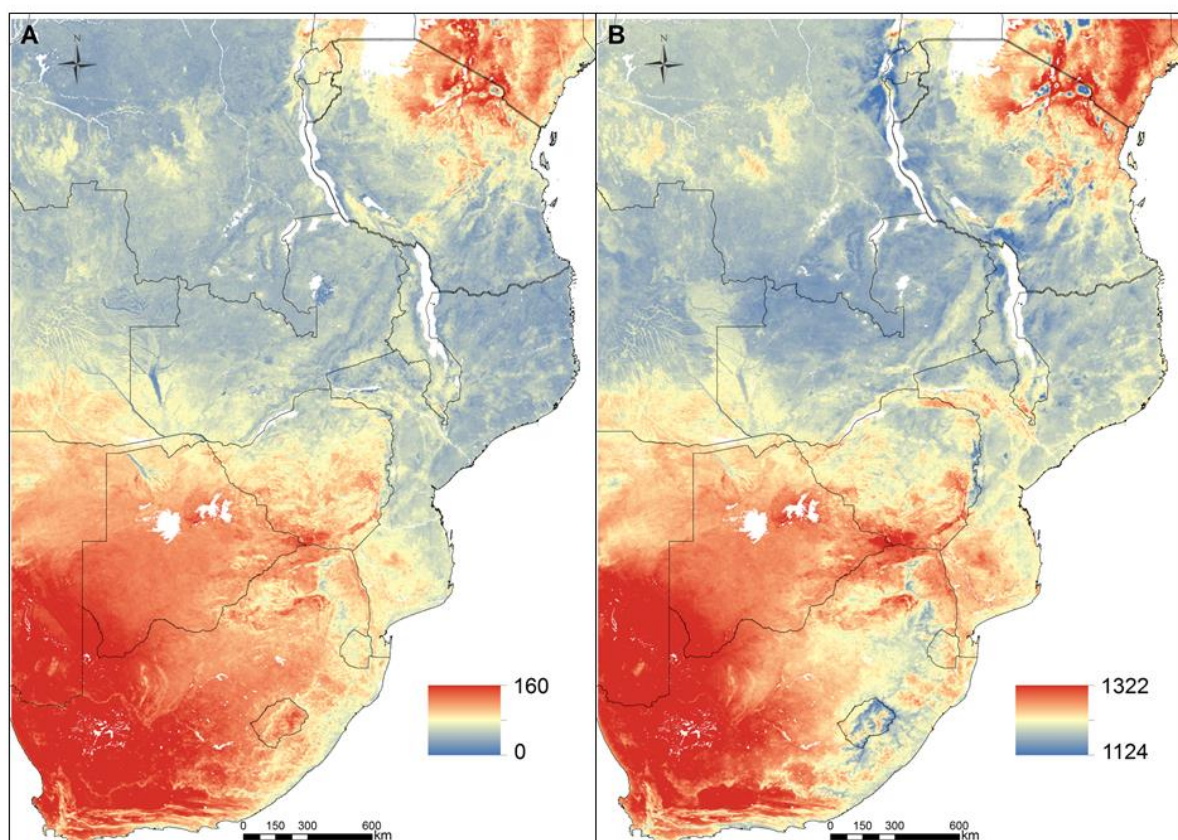


Figure S6. (A) Sum of the monthly difference of day and night land surface temperature and (B) sum of the monthly day land surface temperature, from January to April.

**Figure S7**

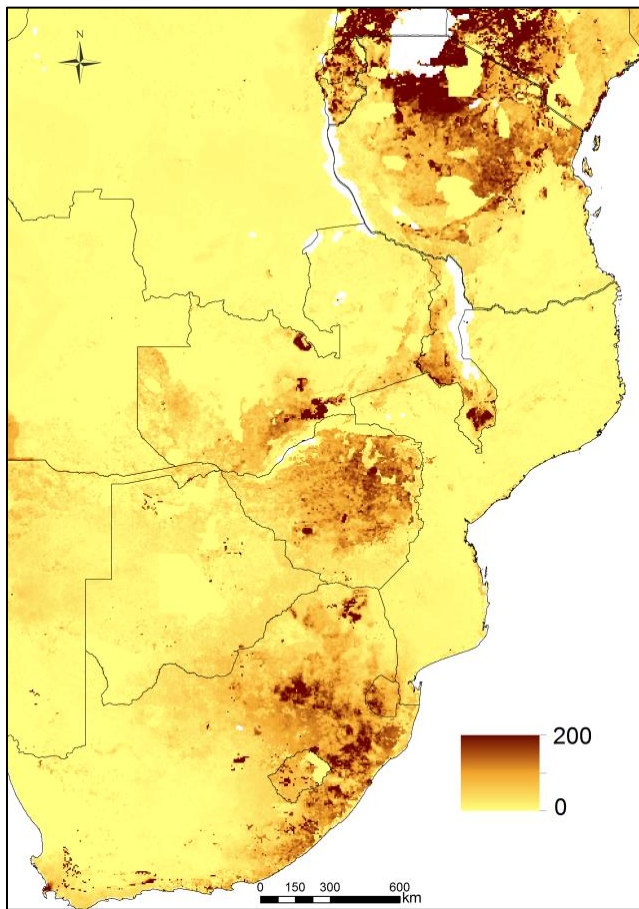


Figure S7. Cattle density in South-East Africa (cattle/km<sup>2</sup>) from Wint & Robinson 2007.



### 1.1. Synthèse générale de l'article

L'objectif de cette étude était de déterminer l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la distribution parapatrique d'*A. variegatum* et *A. hebraeum*. L'étude est divisée en deux parties :

- analyse de la niche réalisée des deux espèces à l'échelle de l'Afrique australe, et à l'échelle des deux zones de contact au Zimbabwe et Mozambique ;
- étude de la distribution et des interactions de ces deux espèces à la zone de contact au Mozambique.

La niche réalisée des deux espèces a été comparée (i) dans un espace environnemental créé à partir des deux premiers axes de l'analyse en composantes principales de l'ensemble des données environnementales de la zone d'étude ; (ii) et dans un espace géographique en utilisant le modèle de distribution d'espèce Maxent. Les résultats indiquent des niches environnementales distinctes en Afrique australe et plus particulièrement à la zone de contact au Zimbabwe. *Amblyomma hebraeum* est retrouvé dans des zones plus chaudes et plus sèches qu'*A. variegatum* durant la première période de l'année, période correspondant à la ponte et l'éclosion des œufs, et à la mue des larves. Au contraire au Mozambique, les niches environnementales des deux espèces se chevauchent largement. L'enquête de terrain dans cette zone montre que les deux espèces y sont moins souvent trouvées en sympatrie que les données prédites, suggérant une distribution en partie déterminée par des interactions biotiques. Les deux espèces ont rarement été trouvées abondantes dans les mêmes endroits.

Dans ces rares endroits, les observations montrent qu'*A. variegatum* et *A. hebraeum* partagent les mêmes sites de fixation sur les animaux et forment un pourcentage relativement élevé de couples hétérospécifiques, à hauteur de 13 et 16% pour les femelles d'*A. hebraeum* et *A. variegatum* respectivement. Ce pourcentage, bien que similaire entre les femelles *A. variegatum* et *A. hebraeum*, semble impliquer des processus différents de discrimination spécifiques du partenaire sexuel, et propres aux deux espèces intervenant lors de l'agrégation, de la fixation et du contact avec le partenaire sexuel.

Nos résultats suggèrent l'existence d'une compétition exclusive entre les deux espèces, due à une compétition sexuelle probablement associée à une autre compétition via le partage commun de ressources, de prédateurs ou pathogènes. D'après les modèles de théorie de compétition, l'avantage compétitif de deux espèces en compétition sexuelle est déterminé par (i) leur fitness variant avec les conditions environnementales et leurs interactions compétitives, (ii) leur abondance initiale, et (iii) leur dispersion. La frontière parapatrique au Zimbabwe semble occuper une position stable le long d'un gradient environnemental au Zimbabwe, qui peut représenter une ligne d'équivalence compétitive. A l'inverse celle du Mozambique s'est stabilisée dans une zone où la densité d'hôtes et de tiques est faible, avec peu d'échanges d'animaux, et probablement une faible dispersion de tiques. Sa position pourrait changer si la densité et les mouvements des hôtes augmentent dans cette zone, comme il semble être le cas depuis ces dernières années. Un changement de distribution des deux

espèces s'accompagne de risque d'introduction, d'établissement et de diffusion de nouveau pathogènes.

## **1.2. Distribution et dispersion des deux espèces à la zone de contact au Mozambique**

### *1.2.1. Résumé des résultats de l'enquête de terrain au Mozambique présentée dans l'article*

Une enquête de terrain à la zone de contact au Mozambique a été menée pendant le pic d'activité des adultes d'*Amblyomma*. Les sites visités étaient des bords/corridor détiqueurs rassemblant les éleveurs du voisinage, ou des fermes. Entre 60 à 150 bovins ont été examinés au niveau des bords/corridor détiqueur, ou sinon tous les animaux de la ferme pour les petites exploitations. Comme ces animaux venaient de fermes situées dans un rayon de 3 km, nous avons regroupées ces observations dans l'analyse d'observations de tiques (présence, abondance). Ainsi un site d'étude représente une zone de 3 km de rayon. Nous trouvant dans une zone à la limite de la distribution des deux espèces avec des abondances parfois faibles, nous avons estimé pour chaque site la prévalence d'infestation minimale que l'on pouvait détecter avec une probabilité supérieure à 95% (MPH95), afin d'aider l'interprétation des données d'absence (Figure 24).

La présence conjointe des deux espèces a été observée dans 21% des sites (12/58). Des abondances supérieures à 10 individus pour les deux espèces ont été observées dans seulement deux de ces sites. La zone de chevauchement s'étend sur une largeur de 80-90 km, avec des populations bien établies d'*A. variegatum* au nord et *A. hebraeum* au sud. A l'interface, la densité d'hôtes et de tiques paraît faible.

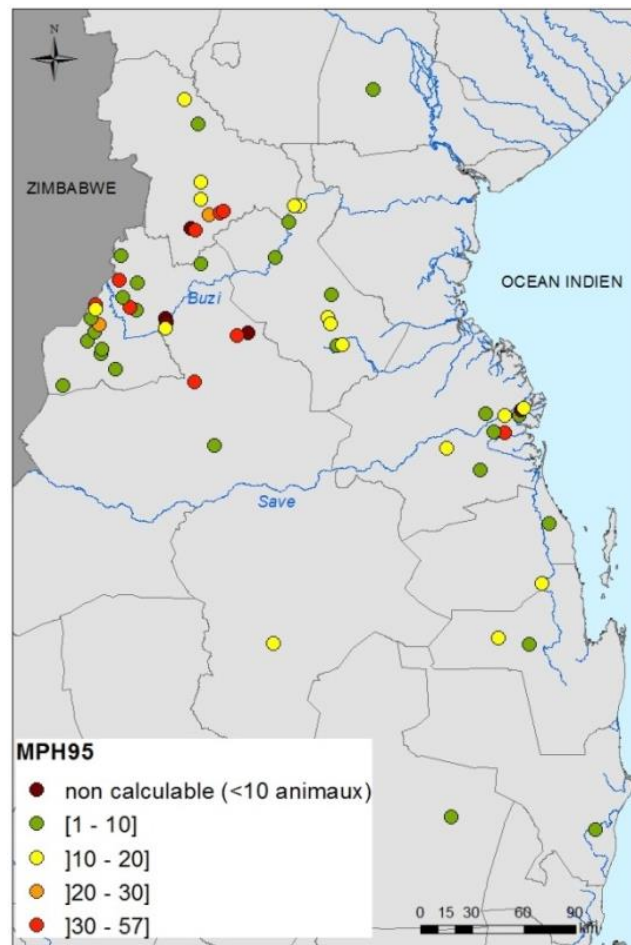


Figure 24: Valeur de la prévalence minimale détectable par site (MPH95)

### 1.2.2. Résultats complémentaires

A la zone de contact au Mozambique, la dispersion des espèces semble jouer un rôle important sur leur distribution. La dispersion des deux espèces est liée aux mouvements des hôtes. Ceux-ci sont de deux sortes :

- des mouvements locaux sur de courtes distances correspondant à la zone habitée par l'hôte (petits mammifères, oiseaux, petits ruminants, bovins). Pour les bovins, cela correspond à la zone de pâturage et le chemin y allant, ou le chemin allant au bain détiqueur/couloir de traitement acaricide ;
- des mouvements sur des longues distances, suite à l'achat d'animaux d'une autre région, ou via des mouvements migratoires d'oiseaux.

Dans cette partie, nous avons regroupé les données complémentaires afin d'évaluer (i) l'incertitude des résultats obtenus concernant la distribution des deux espèces, (ii) les possibilités de dispersion des deux espèces à la zone de contact au Mozambique, et (iii) les changements récents anthropiques ayant pu affecter la distribution des deux espèces (densité de bovins).

## Matériels et méthodes

Nous avons évalué qualitativement la possibilité de dispersion locale des tiques en analysant la répartition et la densité des bovins, la présence connue de ruminants sauvages dans la zone, les niveaux d'abondance des deux espèces, les pratiques d'élevage (élevage familial ou privé, partage des pâtures), la présence de quelques individus par site pouvant signifier une présence accidentelle de cette espèce sur le site en question. Afin d'estimer les possibilités de dispersion longue-distance, nous avons demandé aux éleveurs les achats et ventes récents d'animaux et aux techniciens/vétérinaires des services vétérinaires les importations/exportations dans le district. Les employés des services vétérinaires nous ont également aidés à comprendre si la population bovine était récente dans chaque zone visitée.

L'abondance des tiques a été évaluée en rapportant le nombre de tiques adultes observées au nombre de bovins examinés dans un rayon de 3 km. L'indice ainsi utilisé regroupe l'intensité moyenne d'infestation (nombre de tiques moyen par animal infesté), et la prévalence d'infestation (nombre de bovins avec au moins une tique adulte divisé par le nombre de bovins total). Ces deux composantes sont importantes à considérer car elles peuvent influencer les possibilités de dispersion locale des tiques. Nous avons exclus les animaux ayant été traités moins de deux semaines avant la visite avec des produits acaricides ayant une rémanence de 5 jours.

Dans les districts de Manica, Gondola, Sussudenga, Mossurize et Machaze (province de Manica province), Chibabava (province de Sofala) et Govuro (province d'Inhambane), la densité de bovins a été évaluée selon les connaissances des techniciens et vétérinaires des services vétérinaires du district. A chaque campagne de vaccination, obligatoire pour tous les bovins, ces agents réalisent un recensement des animaux venant au bain ou au corridor détiqueur. Ils connaissent ainsi le nombre d'animaux à proximité de ces sites. En dehors de ces zones, la densité bovine est probablement très faible. Dans la province de Manica, certains bains ou corridors détiqueurs ont été géolocalisés lors d'une étude de séroprévalence de la trypanosomose (E. Specht, communication personnelle). Pour les autres cas, les troupeaux bovins ont été indiqués sur une carte par les agents vétérinaires. La précision géographique de ces données étant assez faible, nous avons choisi de représenter la densité de bovin à une résolution de 10 km. Pour les autres districts, une densité moyenne bovine à l'échelle du district a été évaluée à partir des données de recensement des services vétérinaires de 2011 (Figure 10).

## Résultats

- *Abondance d'A. variegatum et A. hebraeum à la zone de contact au Mozambique*

Quatre zones de contact entre les populations de ces deux tiques peuvent être définies selon nos observations (Figure 25) : (1) à l'est de notre zone d'étude entre le district de Govuro et

d’Inhassoro-Vilankulo, et (2) entre les districts de Govuro et Mabote ; (3) dans la partie centrale entre les districts de Machaze et Chibabava ; (4) à l’ouest dans les districts de Mossurize et de Sussudenga. L’abondance d’*A. variegatum* était faible (généralement inférieur à 1 adulte/bovin) à la limite de sa distribution dans le district de Chibabava, l’ouest du district de Govuro, et le sud du Sussudenga (Figure 26). A l’exception d’un site au sud de Mossurize où l’abondance d’*A. variegatum* était modérément élevée (entre 1 et 10 adultes/bovin), l’abondance d’*A. variegatum* était également faible au sud-ouest de l’aire de distribution d’*A. variegatum*, à la zone de contact avec *A. hebraeum*. L’abondance d’*A. hebraeum* était plus élevée au sud (Figure 27). A la limite septentrionale de son aire de répartition au nord du district de Mossurize, Machaze et Inhassoro, elle était inférieure à 0,5 adulte/bovin. Moins de 5 individus d’*A. variegatum* et *A. hebraeum* ont été trouvés dans 4 et 3 sites respectivement.

La prévalence d’infestation des bovins est corrélée à l’abondance des deux espèces ( $\rho$ -pearson=0.687,  $p$ -value<0.001 pour *A. variegatum* et  $\rho$ -pearson=0.630,  $p$ -value<0.001 pour *A. hebraeum*). Dans la majorité des sites où l’abondance de l’espèce était supérieure à 1 adulte/bovin, plus de la moitié des bovins est infestée, et en général avec en moyenne plus de 5 adultes (Figure 25, 26 & 27). A la zone de contact à l’est entre Mossurize et Sussudenga, la prévalence d’infestation des animaux par *A. variegatum* et *A. hebraeum* était comprise entre 30 et 100% dans les zones où leur abondance est élevée (supérieur à 1 tique/animal), avec un niveau d’infestation moyen entre 1 et 10 adultes/bovin infesté.

L’abondance totale des *Amblyomma* par site d’étude était corrélée à la densité estimée des bovins ( $\rho$ -pearson=0.48,  $p$ -value<0.001) : ainsi les zones à faible densité de tiques correspondent également à celles ayant une faible densité de bovins. Les zones traditionnelles d’élevage avec une densité bovine supérieure à 10 bovin/km<sup>2</sup> sont localisées au nord de Sussendaga et Manica, puis au nord-est de Govuro où *A. variegatum* est abondant ; et enfin au sud de Mossurize, au sud de Machaze, et dans les districts de Funhalouro et Massinga où *A. hebraeum* est abondant (Figure 25, 26 & 27).

La faune sauvage est globalement peu abondante en dehors des zones de réserve. Au nord de Mabote est présent le parc national de Zinave, et une zone protégée existe au sud de Machaze et au niveau du district de Machanga (entre les districts de Govuro et Chibabava) (Figure 25). En particulier, des populations de buffles (hôtes de préférence pour les adultes) vivent dans ce parc, ainsi que de nombreuses antilopes.



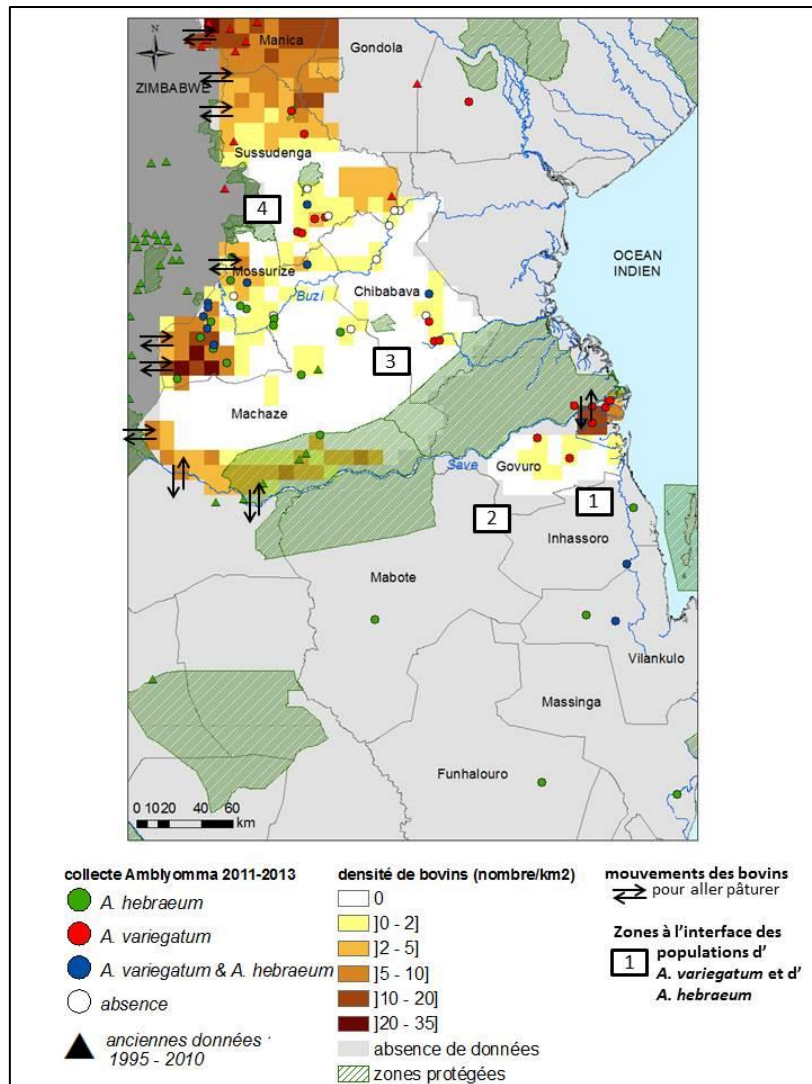


Figure 25: Distribution des hôtes d'*Amblyomma* à la zone de contact au Mozambique : densité des bovins et répartition des zones naturelles protégées

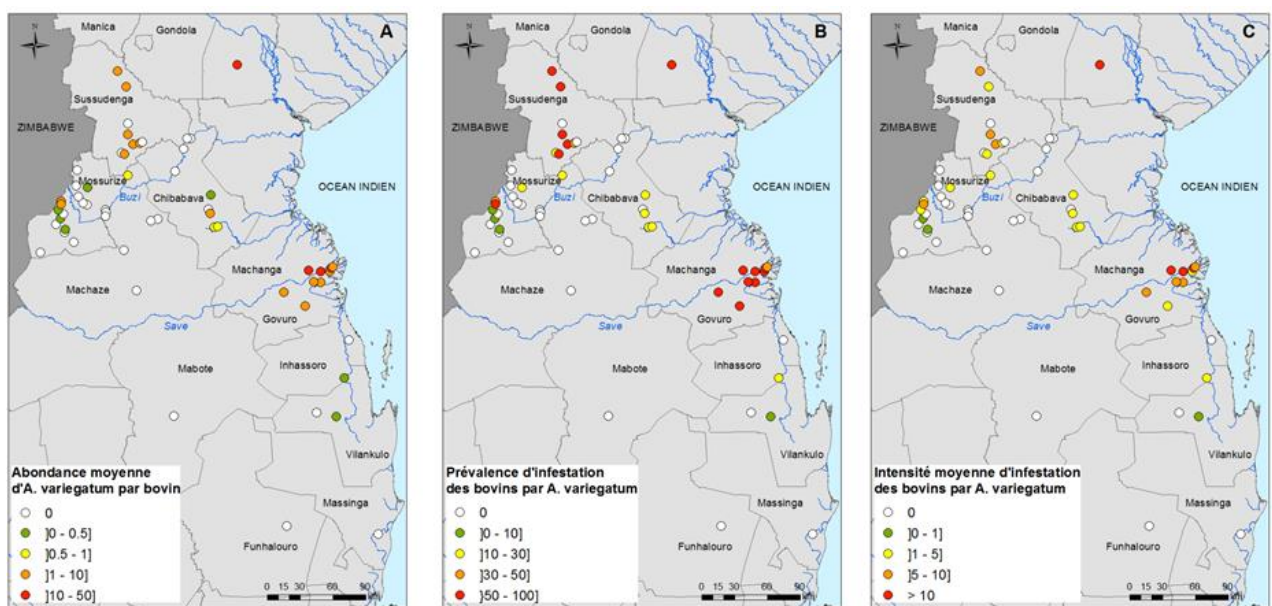
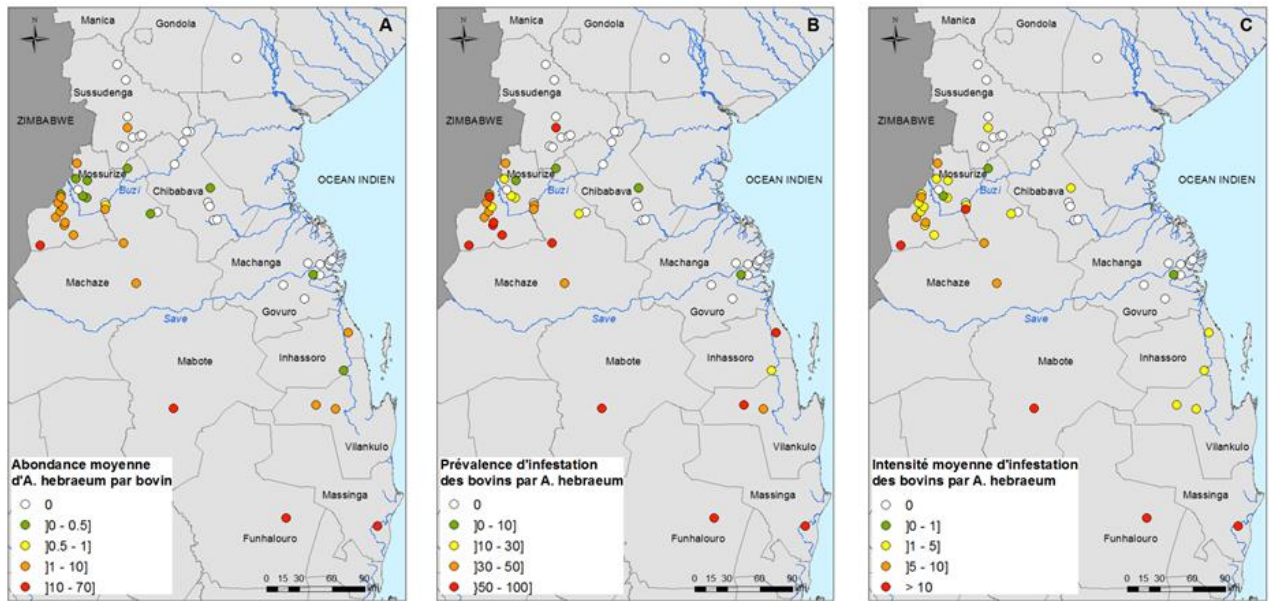


Figure 26: Estimation de l'abondance des adultes d'*A. variegatum* par (A) l'abondance moyenne sur les bovins, (B) la prévalence d'infestation des bovins, et (C) l'intensité moyenne d'infestation des bovins



**Figure 27: Estimation de l'abondance des adultes d'*A. hebraeum* par (A) l'abondance moyenne sur les bovins, (B) la prévalence d'infestation des bovins, et (C) l'intensité moyenne d'infestation des bovins**

- *Mouvements des hôtes : achat et vente des bovins et caprins*

Dans les zones traditionnelles d'élevage à Mossurize, Machaze, Sussudenga, Manica et Govuro, les gens achètent généralement les animaux localement. Après la guerre en 1992, les gens ont reconstitué leur cheptel à partir d'animaux importés du Zimbabwe pour ceux au sud de Mossurize et Machaze ; et à partir d'animaux en provenance du Zimbabwe, Manica et Gondora pour le nord du district de Sussudenga. Actuellement, le nombre d'introduction par district par an est assez faible. Cela représente entre 100 et 300 animaux introduits au total entre 2009 et 2012 dans les districts de Sussudenga, Mossurize, Machaze, Govuro et Inhassoro (Figure 29). Alors que l'élevage est peu développé dans le district de Chibabava, les importations de bovins et aussi de caprins en provenance des districts contigus sont plus nombreuses (total de 1200 bovins entre 2009 et 2012). Dans ce district, les gens achètent les animaux pour ensuite revendre la viande.

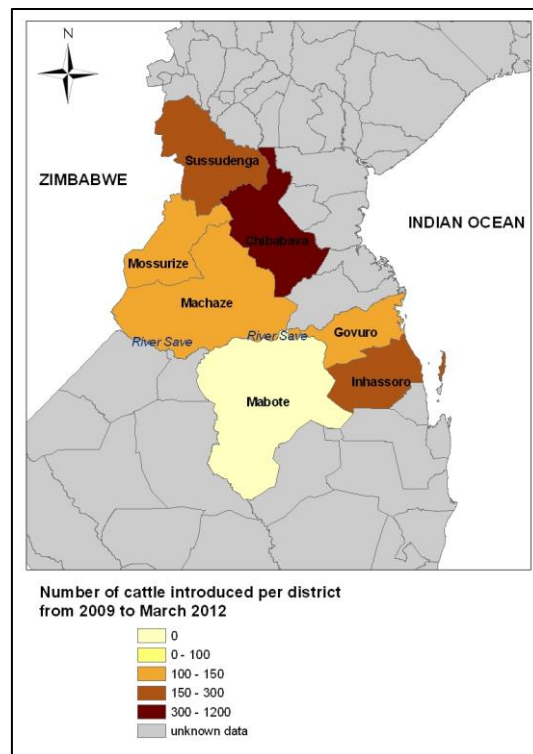


Figure 28: Nombre cumulé de bovins importés par district entre 2009 et 2012

Les importations récentes effectuées concernent surtout les zones où l'élevage est faible, et en cours de développement avec des importations depuis 2005-2007 : ce sont les zones situées au sud de Sussudenga, le nord de Mossurize, le sud-ouest de Mossurize, le nord et le centre de Machaze, et le district d'Inhassoro. La provenance de ces animaux est présentée dans le tableau 3. Dans ces régions, les animaux ont été importés de zones situées dans l'aire de distribution d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum*. Les autres districts visités (Chibabava, Mabote, Funhalouro, Govuro, Inhassoro, Vilankulo, Massinga) ont également fait partie du programme du développement de l'élevage des communautés rurales avec l'importation d'animaux provenant de Tete entre 2005 et 2013, où *A. variegatum* est présent dans certaines zones.

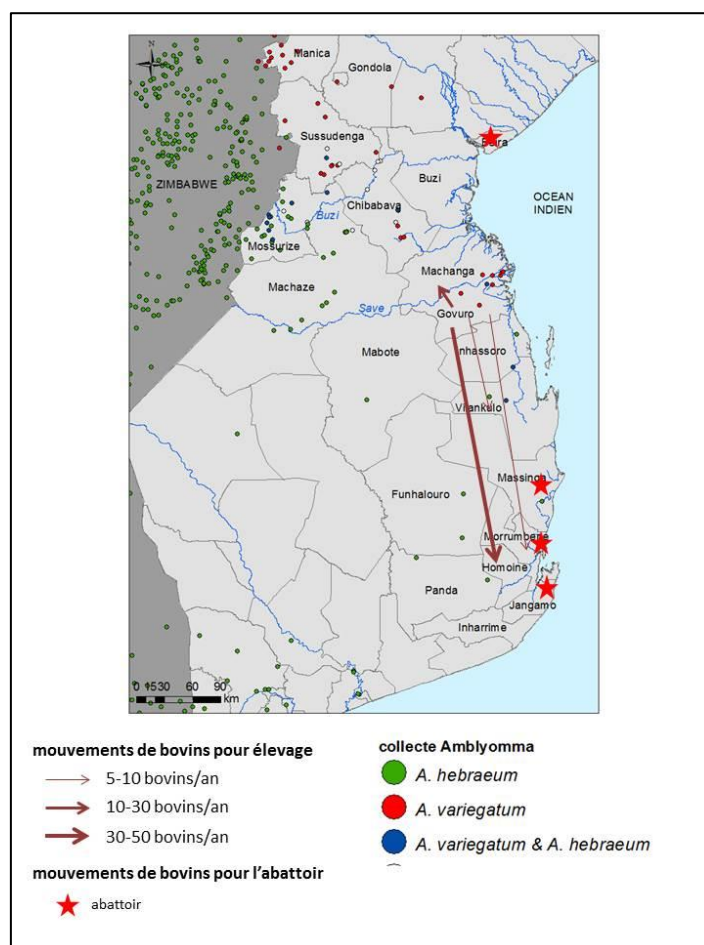
Les élevages privés sont également des importateurs de bovins. Afin d'améliorer le patrimoine génétique de leurs cheptels, ces derniers importent généralement des animaux du Zimbabwe et d'Afrique du Sud. Ces élevages sont situés au sud-ouest de Sussudenga, à l'est de Govuro et sont majoritaires dans le district de Vilankulo.

La province de Tete exporte beaucoup leurs animaux, bovins et petits ruminants dans les différents districts du Mozambique. De même, le district de Govuro exporte beaucoup dans les districts du sud du Mozambique. En effet, une fois par mois un marché pour la vente de bovins et de petits ruminants y est organisé avec des éleveurs de Govuro et Machanga. Les animaux sont principalement exportés dans les abattoirs de Beira, Massinga, Inhambane (district de Jangamo) et Maxixe (district de Morrumbene), mais aussi dans des élevages des districts de Machanga (zone avec

*A. variegatum*), Vilankulo, Morrumbene et Homoine (zone avec *A. hebraeum*) avec un nombre de bovins importés variant entre 5 et 50 bovins par an selon les districts (Figure 29). Ces mêmes districts importent également des caprins. Des éleveurs d'autres districts achètent également des animaux dans ce marché, mais moins régulièrement que ceux cités.

**Tableau 3: Provenance des animaux importés dans les zones d'élevage en cours de développement. En gras: zone de provenance où *A. variegatum* (Av) est présente, et en italique zones de provenance où *A. hebraeum* (Ah) est présent**

Zone en développement	Provenance des animaux	Espèce de tique
Sud de Sussudenga	<b>nord de Sussudenga, Manica, sud-est de Mossurize</b>	Av dominant & Ah
Nord-est de Mossurize	<b>nord de Sussudenga, Manica, sud-est de Mossurize</b>	Av dominant & Ah
Nord-ouest de Mossurize	<b>Angonia (Tete), sud-est de Mossurize, Zimbabwe</b>	Av & Ah dominant
Sud-ouest de Mossurize	<i>Sud-est de Mossurize</i>	Ah
Nord et centre de Machaze	<b>Changara (Tete), sud de Machaze, sud-est de Mossurize</b>	Ah



**Figure 29: Mouvements d'exportation des bovins à partir du district de Govuro**

## Discussion

- Une bonne représentation de la distribution des deux espèces dans la zone étudiée

La confiance dans les données de distribution peut être évaluée à deux échelles : confiance dans les données de présence-absence obtenues dans chaque site, et visite d'un nombre de sites suffisant pour avoir une bonne représentation de la distribution des deux espèces, et donc de la largeur de la zone de recouvrement.

La probabilité de détection sur les animaux d'une espèce de tique sachant qu'elle est présente dans la zone d'étude dépend de (i) la probabilité de la présence des individus de cette espèce sur les animaux au moment de la visite et de (ii) la probabilité de détection des individus sur les animaux examinés. Dans notre étude, nous avons cherché à détecter les adultes qui sont les stades les plus visibles et facilement détectables. Nous avons estimé pour chaque site d'étude la probabilité de détection des individus sur les animaux examinés en considérant que la probabilité de la présence des adultes sur les animaux au moment de la visite était élevée et proche de 1. En effet l'étude a été réalisée en période d'activité des adultes sur les hôtes (saison des pluies) et nous avons exclu les animaux ayant reçu un traitement acaricide moins de 2 semaines avant la visite. Par ailleurs, la prévalence d'infestation des animaux par les adultes *Amblyomma* en saison des pluies est généralement élevée lorsque les populations sont bien établies, et il n'est pas rare d'observer 100% des animaux infestés. Donc dans les sites où n'avons pas détecté une ou deux des deux espèces *Amblyomma*, nous pouvons supposer que l'espèce était probablement absente ou sinon en très faible abondance au moment de la visite. Pour chaque site, nous avons estimé la prévalence minimale des animaux infestés que l'on pouvait détecter avec une probabilité supérieure à 95% (MPH95) (méthode décrite dans l'article). Cette prévalence était d'au moins 20% dans les  $\frac{3}{4}$  des sites visités (Figure 24). Nous n'avons détecté aucune des deux espèces dans 9 sites. Dans deux de ces sites, le nombre d'animaux examinés a pu être trop faible (MPH95 > 30%). Cependant, 8 des 9 sites correspondent majoritairement à des zones d'élevage avec des fermes isolées les unes des autres et une densité animale assez faible. Maxent prédit un environnement favorable dans 7 de ces 8 sites pour au moins une des deux espèces (pour le 8<sup>ème</sup> site nous avons considéré que l'environnement prédit n'était pas interprétable car il est peu représenté dans le jeu de calibration avec une valeur de MESS trop faible). L'absence d'*Amblyomma* sur ces 7 sites peut donc être liée à une absence d'introduction, ou à une élimination des deux espèces par des traitements acaricides réguliers. Dans le 9<sup>ème</sup> site, l'absence d'*Amblyomma* était assez surprenante. En effet, cette zone se situe à proximité d'autres sites avec présence d'*A. hebraeum* (mais néanmoins faible abondance), et ce sont principalement des petits éleveurs dont les animaux partagent les mêmes pâtures. L'environnement ne semblait pas défavorable à l'installation d'*A. hebraeum* en comparaison des autres sites visités (zone non interprétable car la valeur de MESS était trop faible). Comme la présence de bovins dans cette zone est assez récente (depuis 2005), il est possible que la tique n'ait pas encore été introduite.



Au niveau de la zone de contact entre les populations des deux espèces située au niveau des districts de Mossurize/sud de Sussudenga, et Machaze/Chibabava, les principaux sites avec des bovins situés entre les populations établies d'*A. hebraeum* et *A. variegatum* ont été visités. Comme les ruminants sauvages sont également très peu nombreux dans cette zone, nous considérons que les sites visités sont une bonne représentation de la distribution des sites potentiels de tiques. Dans cette région, l'enquête réalisée permet donc d'avoir une bonne image de la distribution réelle des deux espèces dans la zone de contact au Mozambique, et d'avoir une bonne estimation de la largeur de chevauchement des deux distributions.

- *Faible abondance de tiques et d'hôtes à la zone de contact*

L'abondance des tiques que nous avons estimée durant cette enquête est une abondance ponctuelle et ne représente pas une estimation de l'abondance absolue des tiques présentes dans le site donné. En effet l'abondance varie spatialement et d'une année sur l'autre en fonction (i) de la période, et où l'on se situe dans la courbe d'activité des adultes au moment de la visite (qui peut varier en fonction des conditions microclimatiques) et (ii) de la fréquence des traitements acaricides et la durée de la période sans traitement depuis le dernier effectué. Ceux-ci varient en fonction des sites visités. Nous avons sélectionné les animaux traités plus de deux semaines auparavant au moment de la visite pour essayer de réduire l'effet du dernier traitement effectué. Cependant la date du dernier traitement a varié selon les zones : il était généralement de deux à trois semaines, mais parfois était de plusieurs mois. Dans cette dernière situation, les zones correspondaient généralement à des zones de faible abondance de tiques ou d'hôtes. L'abondance que nous avons mesurée représente donc une abondance ponctuelle influencée par la densité d'hôtes, les traitements acaricides effectués, et l'environnement. Nous considérons que le nombre d'animaux examinés était assez élevé dans la plupart des sites (plus de 50 animaux ou au moins 30% des animaux de la zone examinés), à l'exception des sites en rouge sur la figure 24, pour donner une bonne idée de l'abondance des tiques. Malgré les incertitudes qui existent (échantillonnage, détection imparfaite des tiques sur les animaux examinés, ect), l'abondance estimée permet de donner une idée globale des différences marquées d'abondance entre les sites, et entre les deux espèces dans un même site. Elle aide également à interpréter des données de présence de l'espèce dans un site donné, à savoir si l'espèce est bien établie ou présente de manière occasionnelle alimentée par l'immigration fréquente d'individus, ou accidentelle avec introduction ponctuelle d'individus. Ainsi, nous avons considéré que la présence de moins de 5 individus dans un site donné révélait probablement une présence accidentelle due à une introduction ponctuelle et récente. Ce seuil choisi est arbitraire, mais permet d'identifier les sites où l'abondance des tiques était particulièrement faible et suggère des phénomènes de dispersion des tiques. Nous avons mis en évidence une présence probablement accidentelle dans 4 sites pour *A. variegatum* et 3 sites pour *A. hebraeum*. Ces sites sont situés en dehors de leur zone de distribution, et dans des zones où

l'abondance de l'autre espèce était élevée. De même nous avons considéré qu'une abondance inférieure à 1 tique/animal examiné était faible, puisque lorsqu' *A. variegatum* ou *A. hebraeum* sont bien établies dans une zone, ces tiques infestent généralement une grande proportion des bovins (supérieur à 50%) et à des niveaux d'infestation des animaux largement supérieurs à 30 adultes par animal.

Ainsi, à la zone de contact au Mozambique, les résultats indiquent un gradient d'abondance avec une diminution de l'abondance du nord vers le sud pour *A. variegatum* et du sud vers le nord pour *A. hebraeum* ; et une abondance particulièrement faible dans la zone de contact entre les deux populations, ce qui correspond également à une zone de faible densité de bovins et de ruminants sauvages. Ils mettent aussi en évidence l'introduction de quelques individus en dehors de leurs zones de répartition.

- *Possibilités de dispersion des tiques entre les populations d'A. variegatum et A. hebraeum*

La faible densité d'hôtes, de tiques et de bovins infestés à la zone de contact, voire l'absence totale d'hôtes, représentent des barrières de dispersion locale des tiques entre les populations d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum*, en particulier entre celles présentes respectivement dans les districts de Govuro et d'Inhassoro (zone de contact 1, Figure 25), et entre celles des districts de Chibabava et Machaze (zone de contact 3, Figure 25). La faune sauvage pourrait potentiellement jouer un rôle dans la dispersion des tiques entre les districts de Machaze, Mabote, Govuro et Chibabava, mais la densité d'animaux étant faible, les contacts entre animaux domestiques et sauvages pourraient être peu fréquents. Dans la zone de contact située au niveau des districts de Sussudenga et de Mossurize (zone de contact 4, Figure 25), les deux populations semblent moins séparées. En effet, nous y avons observé une population isolée d'*A. hebraeum* dans l'aire de distribution d'*A. variegatum* (au sud du district de Sussudenga) et une population isolée d'*A. variegatum* dans l'aire de distribution d'*A. hebraeum* (au nord de Mossurize). La population isolée d'*A. variegatum* se trouve dans une zone à densité modérément élevée de bovins et à proximité d'autres populations proches d'*A. hebraeum*, où nous avons mis en évidence la dispersion de quelques individus d'*A. variegatum* (présence de quelques individus sur les sites). Cette dispersion peut-être due à des mouvements des hôtes, localisés dans cette région (achats d'animaux localement, ou mouvements des animaux pour aller au bain détiqueur ou au pâturage, mouvements de petits oiseaux ou mammifères). Cependant, entre les populations d'abondance élevée d'*A. variegatum* et *A. hebraeum*, se situe une zone avec une faible densité de bovins, et une distribution assez hétérogène des bovins. Dans cette zone, soit les deux espèces co-existent à une faible abondance, soit seul *A. hebraeum* est présent à une faible abondance. La présence des deux espèces dans cette zone peut être récente, étant donné l'augmentation de la densité de bovins depuis 2005, et l'introduction d'animaux provenant des régions au nord et au sud où respectivement *A. variegatum* et *A. hebraeum* sont présents. Les populations situées dans cette zone de

faible abondance semblent assez isolées des populations à plus forte abondance. Hormis le contact fréquent des deux espèces dans les deux sites où ont été observées ces populations isolées, les populations bien établies d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum* sont en contact uniquement par l'introduction d'animaux provenant de zones où l'autre espèce est présente. Dans cette zone, les échanges apparaissent assez limités avec les zones traditionnelles d'élevage (nord de Sussudenga, sud de Mossurize et Machaze), mais peuvent néanmoins exister, les données collectées étant loin d'être exhaustives. Les introductions récentes d'animaux se sont surtout effectuées dans les zones où l'élevage bovin se développe depuis ces dernières années et pourraient également expliquer la présence de ces deux populations isolées d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum*. En effet, dans ces deux sites il a été rapporté une introduction de bovins provenant d'Angonia (province de Tete, zone avec *A. variegatum*) dans le premier cas (introduction en 2010), et du sud de Mossurize (zone avec *A. hebraeum*) dans le deuxième cas (introduction en 2010 et janvier 2013, cependant celle de janvier est trop récente pour expliquer l'infestation des pâtures par les adultes). Si les deux populations ont été introduites en 2010, cela indiquerait une persistance d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* sur les mêmes sites depuis 2-3 ans.

Pour les autres régions, des introductions d'animaux assez régulières (en particulier des caprins) en provenance du district de Machaze (où *A. hebraeum* est présent) dans le district de Chibabava (où *A. variegatum* est présent mais à une abondance faible-moderée) pourraient expliquer l'observation isolée de 3 mâles d'*A. hebraeum* dans ce district. Cependant les mouvements d'animaux se font majoritairement du nord vers le sud, c'est-à-dire des zones infestées par *A. variegatum* à celles infestées par *A. hebraeum*. Deux zones représentent en particulier des sources de dispersion éventuelle de tiques par l'exportation de bovins et de caprins : les districts de la province de Tete, et le district de Govuro. Avant tout transport en direction d'un autre district, les bovins doivent être traités contre les tiques. Il est cependant possible que certaines tiques échappent à ce traitement, ou que lors de la période d'infestation par les immatures, les animaux peuvent être considérés comme n'étant pas infestés et ne pas être traités. De plus, les petits ruminants sont rarement traités contre les tiques, et pourraient donc jouer un rôle important dans la dispersion des tiques. La présence d'*A. variegatum* à une faible abondance dans le district de Vilankulo pourrait s'expliquer par l'introduction d'animaux, notamment en provenance de Govuro ou bien de Tete. L'environnement est prédit comme favorable à l'installation d'*A. variegatum* dans les districts au sud de celui de Govuro par Maxent (bien que la prédiction dans cette zone est limitée par le fait que l'environnement était peu représenté dans les données de calibration, i.e. zones où la valeur de MESS était faible), en particulier dans les districts de Vilankulo et Morrumbene, où des animaux de Govuro sont régulièrement importés pour l'élevage. Les données de présence de tiques dans les districts au sud de Govuro sont partielles, et semblent indiquer la présence majoritaire d'*A. hebraeum*. Il serait alors intéressant d'enquêter dans ces districts pour vérifier l'espèce de tique présente.



- *Conclusion*

Ces résultats indiquent d'une part que la distribution des tiques à la zone de contact au Mozambique est limitée dans certaines zones par une absence d'introduction et/ou une élimination réussie des tiques dans des fermes isolées. D'autre part, ils mettent en évidence un faible contact entre les populations établies d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum* et ce, grâce à des mouvements effectués principalement localement par les hôtes. La zone au sud-ouest de Mossurize est une exception, et il serait ainsi intéressant de suivre l'évolution de la dynamique des deux populations dans cette zone. Les populations rentreraient en contact principalement lors d'introduction d'animaux achetés dans une autre région. Ces mouvements se feraient principalement du nord (zones de présence d'*A. variegatum*) vers le sud (zones de présence d'*A. hebraeum*), en particulier dans les districts au sud de Govuro. Malgré l'introduction assez régulière de ces animaux dans ces districts situés au sud dont l'habitat est prédit comme favorable à l'installation d'*A. variegatum* par Maxent, il semblerait qu'*A. variegatum* n'y soit pas présent (ou très peu abondant). Des enquêtes sont nécessaires pour confirmer son absence, mais s'il s'avère qu'*A. variegatum* est bien absent de ces districts, il serait alors probable que ces mouvements d'introduction d'animaux potentiellement infestés ne seraient pas suffisant pour permettre à *A. variegatum* de s'installer au détriment d'*A. hebraeum* (abondance d'*A. variegatum* inférieur au seuil d'invasion nécessaire pour déplacer *A. hebraeum*). A l'inverse, ces données semblent indiquer qu'*A. hebraeum* est rarement introduit vers les zones situées au nord de la rivière Save où *A. variegatum* est présent, à l'exception des fermes privées qui n'ont pas de contact avec les animaux des autres éleveurs. Nous avons cependant trouvé un mâle d'*A. hebraeum* dans le district de Govuro, dont l'origine potentielle n'a pas été déterminée. Les données recueillies sur les mouvements d'animaux sont des données non exhaustives, recueillies principalement par interview des personnes locales, puisque peu de registres existent sur ces mouvements. De plus les mouvements de petits ruminants sont sans doute moins contrôlés, et ne sont donc peut-être pas complètement connus des services vétérinaires. La dispersion d'immatures par les oiseaux n'a pas été évaluée ici et pourrait être également source de dispersion d'immatures vers le nord ou vers le sud.

## 2. PROPOSITIONS DE PROTOCOLES POUR L'ETUDE DES INTERACTIONS ENTRE LES DEUX ESPECES ET AVEC LEUR ENVIRONNEMENT

### 2.1. Expériences préliminaires pour la mise en place d'expériences sur l'étude de l'interaction entre les deux espèces

#### 2.1.1. Observations de terrain

Les observations faites au Mozambique, au niveau de la zone de contact entre les deux espèces, sur les animaux co-infestés, ont mis en évidence des couples hétérospécifiques à hauteur de 13-16% des femelles fixées lorsque les deux espèces ont approximativement la même abondance sur les bovins. La formation de ces couples provient d'une discrimination spécifique imparfaite des individus mâles et femelles aux différentes étapes du processus d'accouplement qui représentent pourtant des barrières d'isolement reproductif pré-copulatoires : l'attraction des femelles par les mâles, puis leur fixation et enfin la reconnaissance physique et hormonale par contact du partenaire sexuel.

Les données de terrain indiquent des mécanismes de discrimination spécifique différents entre les deux espèces mais donnant lieu à un pourcentage d'accouplements hétérospécifiques apparemment relativement similaire entre elles. Nos observations sur la distribution relative des deux espèces sur les hôtes indiquent que les femelles d'*A. hebraeum* seraient attirées de manière importante par les mâles des deux espèces alors que celles d'*A. variegatum* le seraient moins par les mâles hétérospécifiques. Cependant, il est possible que la reconnaissance du partenaire soit plus restrictive entre les mâles d'*A. variegatum* et les femelles d'*A. hebraeum* donnant lieu à un faible pourcentage de couples formés par rapport au nombre de femelles attirées. Le devenir de ces femelles qui ont été attirées par le mâle hétérospécifique mais qui n'ont pas formé de couples est inconnu : on ignore en effet la proportion de ces femelles qui réussiront ensuite à attirer un mâle conspécifique et à être fécondées. Chez ces espèces, comme ce sont les mâles qui attirent les femelles, seulement une faible proportion de mâles changerait de position sur l'animal après s'être fixés : Andrew & Norval (1989) ont observé qu'environ 10% des mâles d'*A. hebraeum* avaient changé de position suite à l'introduction de femelles sur l'hôte. Sur le terrain, nous n'avons pas vu une proportion significativement plus élevée de femelles d'*A. hebraeum* seules, fixées loin d'un mâle, comparativement aux femelles d'*A. variegatum*. Il serait donc possible que certaines de ces femelles attirent les mâles conspécifiques situés à proximité, mais l'importance de ces événements est inconnue. Nos données de terrain ont également révélées l'existence d'une interaction entre les mâles : la distribution des mâles était en effet plus séparée qu'attendue sous une distribution aléatoire, avec potentiellement un effet moins attractif des mâles d'*A. hebraeum* sur les mâles d'*A. variegatum*. Cette interaction semble par ailleurs avoir une influence sur les pourcentages de couples hétérospécifiques et conspécifiques formés. Ces résultats sont

conformes aux premières observations faites en expérimentations par Norval et Rechav qui ont été détaillées dans la partie II.2.3. Cependant nos données de terrain sont ponctuelles, résultant de l'observation de peu d'animaux co-infestés (n=30) et concernant peu de femelles des deux espèces (58 femelles *A. variegatum* et 32 femelles *A. hebraeum*, sur des animaux partageant une seule pâture). De plus, les données de terrain ne nous permettent pas de déterminer l'espèce arrivée en premier sur le site de fixation (qui pourrait avoir une influence) ou le devenir de ces femelles attirées par les mâles hétérospécifiques et qui n'ont pas formé de couples. D'autres études sont donc nécessaires pour confirmer et préciser les différences comportementales de reconnaissance spécifique observées entre les deux espèces.

Dans le cadre de cette thèse, il était prévu initialement d'étudier ces mécanismes en réalisant des infestations par les deux espèces sur des veaux en conditions contrôlées. Cependant, les problèmes techniques rencontrés lors de l'élevage des tiques ont empêché la réalisation de ces expérimentations. Il a ensuite été envisagé d'utiliser des mâles prélevés sur des animaux naturellement infestés pour étudier l'attractivité entre les espèces et tester le protocole. Cependant suite à d'autres contraintes techniques, nous n'avons pu aller sur le terrain qu'à la fin de la période d'activité des adultes. Les mâles d'*A. variegatum* collectés étaient alors trop vieux et sont morts rapidement. Le protocole d'infestation des animaux a cependant été testé sur deux animaux avec les tiques disponibles. Nous présentons donc ici les propositions d'études expérimentales qui pourraient être conduites pour étudier les mécanismes de discrimination entre *A. variegatum* et *A. hebraeum* ainsi que les expérimentations effectivement réalisées avec les tiques disponibles et portant sur (i) la possibilité d'utiliser des mâles collectés sur des animaux naturellement infestés pour conduire ce genre d'étude, et (ii) le protocole.

#### *2.1.2. Propositions d'études expérimentales pour l'étude des interactions interspécifiques entre A. variegatum et A. hebraeum*

Pour les raisons évoquées précédemment, les expériences présentées dans ce paragraphe n'ont pas pu être réalisées au cours de la thèse. Cependant il est prévu que des collègues les fassent prochainement et les protocoles expérimentaux que nous avons envisagés sont ainsi décrits dans cette partie.

##### Expérience A : Objectif de l'étude de l'interaction entre les mâles des deux espèces

L'objectif est d'étudier le taux de fixation des mâles d'une espèce et leur position par rapport aux mâles de l'autre espèce fixés depuis plusieurs jours sur l'animal et émetteurs de phéromones (en comparant les résultats avec deux infestations successives de tiques de la même espèce). Afin de contrôler la position et le nombre des mâles fixés, les mâles de la première espèce sont mis dans des

sacs de 15 cm de diamètre, collés au niveau de la région inguinale (2 sacs) et de la région axillaire (2 sacs). La deuxième infestation est réalisée 8 jours après, afin de laisser un temps suffisant à tous les individus pour produire les phéromones (l'émission de phéromones atteint son niveau maximal à partir du 5<sup>ème</sup> jour et du 8<sup>ème</sup> jour pour les mâles d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* respectivement). Après avoir retiré les sacs collés sur les animaux, les tiques de la deuxième espèce sont lâchées au sol, entre les pattes des animaux maintenus couchés en position physiologique pendant 45 minutes, afin de simuler une infestation naturelle. Les tiques se fixent en effet dans les espaces inter-digités pendant que les animaux pâturent, avant de se détacher puis de rejoindre leurs sites de prédilection quand les bovins sont couchés. Afin de tester si la réponse (fixation, agrégation) dépend du nombre de mâles déjà fixés, nous avons décidé d'étudier deux niveaux d'abondance des mâles de la première espèce : une infestation similaire sur tous les sites pris en compte sur l'animal, ou une faible abondance sur certains sites et une abondance élevée sur d'autres. Le nombre de mâles fixés et leurs positions (mesure des distances entre les mâles) sont regardés après les 45 minutes écoulées ainsi que le jour suivant. Les quatre combinaisons suivantes sont réalisées :

- 1<sup>ère</sup> infestation avec les mâles d'*A. variegatum*, 2<sup>ème</sup> infestation avec les mâles d'*A. hebraeum*
- 1<sup>ère</sup> infestation avec les mâles d'*A. variegatum*, 2<sup>ème</sup> infestation avec les mâles d'*A. variegatum*
- 1<sup>ère</sup> infestation avec les mâles d'*A. hebraeum*, 2<sup>ème</sup> infestation avec les mâles d'*A. variegatum*
- 1<sup>ère</sup> infestation avec les mâles d'*A. hebraeum*, 2<sup>ème</sup> infestation avec les mâles d'*A. hebraeum*

Les deux niveaux d'abondance des mâles en 1<sup>ère</sup> infestation que nous voulons tester sont :

- 15 mâles dans chacun des sacs placés sur l'animal ;
- 5 mâles dans un sac inguinal et un sac axillaire, et 25 mâles dans l'autre sac de chaque région anatomique.

Lors de la première infestation, nous prévoyons de relâcher dans les sacs un nombre supérieur d'individus à celui prévu, afin de tenir compte de la mortalité naturelle des individus. Les individus supplémentaires sont retirés 5 jours avant la deuxième infestation, puisque les phéromones ont une persistance de 3 jours sur la peau de l'animal. Afin d'augmenter le nombre d'observations, les mâles de la deuxième série d'infestation sont arrachés au bout de 24h, et une autre infestation réalisée de manière similaire. Si le nombre de mâles disponible est insuffisant, il serait peut-être possible de ré-utiliser immédiatement les mâles arrachés.

#### Expérience B : Objectif de l'étude de l'attraction-agrégation, fixation et accouplement des femelles vis à vis de l'abondance des mâles conspécifiques et hétérospécifiques

Une expérience similaire à celle réalisée précédemment avec les mâles est réalisée avec les femelles. Il s'agit de les mettre en présence d'animaux infestés par des mâles d'une ou des deux espèces, placés initialement dans des sacs et laissés suffisamment longtemps pour que tous les individus produisent des phéromones (8 jours au minimum). Afin de tester les différences d'attraction et d'accouplement en

fonction de l'abondance des mâles des deux espèces, nous proposons de tester l'attractivité-agrégation, fixation et l'accouplement des femelles dans les 4 situations suivantes :

- *Situation 1* : abondance égale des mâles des deux espèces sur tous les sites de fixation (par exemple 8 mâles d'*A. variegatum* et 8 mâles d'*A. hebraeum* dans chaque sac), puis ajout de 30 femelles ;
- *Situation 2* : 2 sites (2 sacs, 1 sac axillaire et 1 sac inguinal) avec seulement des mâles d'*A. variegatum* et les 2 autres sites avec seulement des mâles d'*A. hebraeum* ; abondance similaire sur chaque site de fixation (par exemple, 16 mâles d'*A. variegatum* dans chacun des 2 sacs concernés, et 16 mâles d'*A. hebraeum* dans les 2 autres sacs), puis ajout de 30 femelles ;
- *Situation 3* : même situation que précédemment mais abondance différente des mâles des deux espèces avec un nombre inférieur de mâles homospécifiques (par exemple, 5 mâles homospécifiques dans 2 sacs, et 20 mâles hétérospécifiques dans les 2 autres sacs), puis ajout de plusieurs séries de 10 femelles ;
- *Situation 4* : même nombre total de mâles sur tous les sites de fixation avec un nombre inférieur du mâle homospécifique dans chaque sac (par exemple, 5 mâles homospécifiques et 10 mâles hétérospécifiques par sac), puis ajout de 20 femelles.

Les situations 1 et 2 permettent d'évaluer le pourcentage de couples homo- et hétéro-spécifiques formés lorsque les deux espèces ont la même abondance sur l'hôte, et d'évaluer si la proximité des mâles des deux espèces a une influence. Les situations 3 et 4 permettent d'évaluer ces paramètres et ces effets lorsque l'abondance est différente entre les mâles des deux espèces (le mâle hétérospécifique étant majoritaire).

Le nombre de femelles étudiées est choisi de manière à avoir un nombre inférieur ou égal à celui des mâles conspécifiques. Le schéma expérimental est représenté dans la figure 30 pour l'étude des femelles d'*A. variegatum*. Des expériences inversées à celles proposées sont effectuées pour l'étude des femelles d'*A. hebraeum*. Afin de tester un grand nombre de femelles, plusieurs séries sont lâchées sur les animaux après avoir enlevé les femelles fixées de la série précédente, laissées pendant deux jours. Pour chaque série d'infestation, le nombre de couples homo- et hétéro-spécifiques est noté, ainsi que la position de chaque femelle, notamment la distance minimale au mâle hétérospécifique le plus proche. Lors de la dernière série, les femelles sont laissées jusqu'à la fin de leur gorgement, pour suivre la fécondité des femelles accouplées avec les mâles cons- et hétéro-spécifiques (poids à l'engorgement, nombre d'œufs pondus).

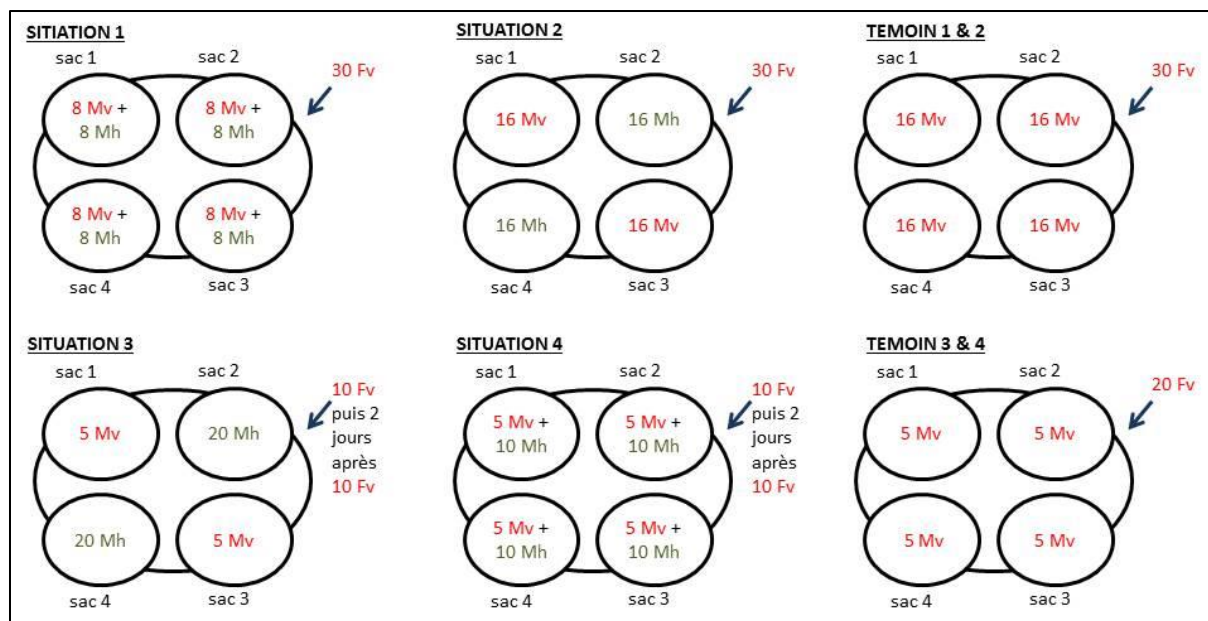


Figure 30: Schéma expérimental de l'expérience proposée pour l'étude de l'attraction-agrégation-fixation et accouplement des femelles d'*A. variegatum* (Fv) en présence des mâles d'*A. variegatum* (Mv) et *A. hebraeum* (Mh)

En fonction des résultats des expériences A et B (existence d'un effet attractif ou répulsif des mâles, influence de la position des mâles sur le pourcentage de couples hétérospécifiques formés), nous avons également envisagé d'étudier l'infestation des mâles sur des animaux infestés par les deux espèces. L'objectif serait d'évaluer (i) le degré d'attraction des mâles par les mâles con- et hétérospécifiques (attraction similaire ou non) lorsque les deux espèces sont placées sur des sites différents, et (ii) le degré d'attraction des mâles sur des sites où les deux espèces sont présentes (est-ce que la présence de l'autre espèce sur le même site diminue l'attraction des autres mâles ?).

### 2.1.3. Expériences préliminaires : évaluation de la possibilité d'utiliser des mâles collectés sur des bovins naturellement infestés pour réaliser des études d'interactions interspécifique

Le but de cette étude était de déterminer si les mâles prélevés sur des bovins naturellement infestés étaient capables de :

- se ré-attacher sur les animaux plusieurs jours après avoir été arrachés ;
- d'attirer les femelles et de s'accoupler.

### Matériels et Méthodes

Cette expérience conduite au CIRAD Duclos en Guadeloupe a été réalisée uniquement avec *A. variegatum*. Les mâles et femelles d'*A. variegatum* utilisées (2 mois d'âge) provenaient de la colonie de laboratoire maintenue au CIRAD et élevée dans les conditions ambiantes. Les tiques ont été

placées dans des sacs de 15 cm de diamètre collés sur les flancs de chèvres créoles (un sac par flanc) maintenues en cages afin d'éviter qu'elles n'arrachent les sacs.

Dans un premier temps, 76 tiques mâles se sont nourries sur des chèvres par groupes de 9 ou 10 mâles. Ces mâles ont été enlevés après 7 jours, leur rostre nettoyé, puis les tiques ont été placées dans des tubes par lots de 9 ou 10. Les mâles ayant le rostre abimé ou des pattes cassées ont été enlevés.

La mortalité des mâles a été suivie chaque jour jusqu'au jour où ils ont été remis sur les animaux. Dix-neuf ou 20 mâles ont été relâchés par chèvre 3, 7, 10 ou 12 jours après arrachage, à raison de 9 ou 10 mâles par sac. Le nombre de mâles fixés fut compté après 24h et 48h.

Trois jours après les mâles, 4 femelles ont été ajoutées dans chaque sac. Le nombre de femelles fixées fut compté après 24h et 48h. Le poids des femelles gorgées a été relevé et la ponte des femelles évaluée.

## Résultats

Deux des 76 mâles enlevés après 7 jours de fixation ont été éliminés à cause de leur rostre abimé ou de leurs pattes cassées. Les résultats sont présentés dans le tableau 4. Le pourcentage final de mâles fixés est élevé pour tous les lots (entre 75 et 84%) à l'exception d'un lot où seulement 33% des mâles se sont fixés (le lot mis sur les animaux 7 jours après arrachage). Même lorsque les tiques sont encore vivantes, certaines n'arrivent pas à se fixer. Jusqu'à 7 jours, aucune tique n'est morte avant d'être remise sur les animaux, alors qu'à partir du 10<sup>ème</sup> jour 11% sont mortes par lot. Nous n'avons pas mis de femelles sur le lot 2 suite au plus faible nombre de mâles fixés. Au total 96% (23/24) des femelles se sont fixées et gorgées, et il n'y a pas eu de différence observée selon les lots. A l'exception d'une femelle qui s'est fixée en 48h, toutes se sont fixées en 24h. Le poids moyen des femelles était compris entre 3,2 et 3,7 g. Elles ont pondu une quantité normale d'œufs (évaluation visuelle).

**Tableau 4: Survie et capacité reproductive des mâles d'*A. variegatum* arrachés de cabris après 7 jours de fixation. La durée entre arrachage et remise en place sur l'hôte figure entre parenthèses**

	lot 1 (3 jours)	lot 2 (7 jours)	lot 3 (10 jours)	lot 4 (12 jours)
<b>nombre de mâles</b>	19	18	19	18
<b>nombre vivants avant la 2ème infestation (%)</b>	19 (100%)	18 (100%)	17 (89%)	16 (89%)
<b>nombre de mâles fixés (%)</b>	16 (84%)	6 (33%)	13 (76%)	12 (75%)
<b>pourcentage total de mâles vivants</b>	80%	32%	68%	67%
<b>nombre de femelles fixées après 48h (n=8) (%)</b>	8 (100%)	NA	7 (87.5%)	8 (100%)
<b>poids moyen des femelles gorgées en grammes</b>	3,5	NA	3,2	3,7

## Discussion

Cette expérience, bien que faite sur un petit nombre d'individus par condition testée, indique qu'une grande proportion des mâles, après avoir été arrachés des animaux, est encore capable de se fixer jusqu'à 12 jours au moins après arrachage et de s'accoupler, ce qui indique également qu'ils émettent toujours des phéromones. Sur un des lots (mâles placés sur les animaux à 7 jours), la mortalité fut importante alors que celle des lots d'avant et d'après étaient identique et élevée : cela pourrait être due à une réaction de rejet de la chèvre sur laquelle les mâles du lot en question ont été nourris.

D'après ces résultats, il serait donc possible d'utiliser des mâles de terrain pour étudier l'attractivité entre les deux espèces. Cependant, les tiques utilisées dans l'expérience étaient jeunes et n'étaient fixées sur les animaux que depuis 7 jours alors que, sur le terrain, on peut trouver des tiques plus âgées et des mâles présents sur les animaux depuis quelques jours voir jusqu'à quelques mois, en fonction de la date du dernier traitement acaricide. De plus, dans l'expérience prévue, une partie des tiques ne seraient pas mises directement dans les sacs mais par terre, à côté des animaux maintenus couchés en position physiologique. Leur fixation ne pourrait se faire qu'au prix d'une dépense d'énergie supplémentaire qui serait peut-être trop élevée pour des tiques déjà arrachées depuis plusieurs jours et, pour certaines, sans doute âgées. La mortalité pourrait donc être plus élevée que lors de cette expérience et doit être prise en compte dans le nombre de mâles à prélever et dans l'interprétation des résultats d'attractivité et d'agrégation interspécifique.

### *2.1.4. Test du protocole visant à étudier la réponse interspécifique d'agrégation*

## Objectifs

L'objectif de cet essai était de tester les protocoles A et B détaillés plus haut pour en évaluer la faisabilité et mettre en évidence d'éventuels difficultés ou oublis.

Nous avons décidé de focaliser ce test sur l'étude de:

- la fixation de mâles d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum* mis en même temps sur les animaux ;
- l'agrégation et la fixation de mâles d'*A. hebraeum* placés sur des animaux faiblement infestés par 5 mâles d'*A. variegatum* présents depuis 5, 10 ou 12 jours ;
- l'agrégation, la fixation et la formation de couples de femelles d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum* en présence de mâles des deux espèces.

## Matériels et Méthodes

### *Tiques disponibles*

Environ 300 mâles d'*A. variegatum* ont été collectés à Nova Mambone, dans le district de Govuro, à environ 800 km de Maputo, du 11 au 13 mars 2013. La plus grande partie est morte dans les



jours suivant, sans doute du fait de leur âge (ou de leur durée de fixation) important au moment du détachement. Seulement 11 ont survécu. Parallèlement le 13 mars 2013, environ 900 mâles d'*A. hebraeum* ont été collectés à Changanane, dans le district de Namaacha, à 60 km au sud de Maputo, et la majorité a survécu.

Dans la colonie du laboratoire du *Centro de Biotecnologia* à Maputo, 3 femelles d'*A. variegatum*, 61 mâles et 86 femelles d'*A. hebraeum* étaient disponibles.

### *Expérimentations*

Les expérimentations ont été réalisées dans un enclos adapté construit en février et mars 2013 à la faculté vétérinaire de l'Université Eduardo Mondlane à Maputo. Cet enclos contient six box, chacun entouré d'une rigole remplie d'eau et de produit vaisselle afin d'empêcher la dispersion des tiques relâchées dans le box durant l'expérimentation (plan de cet enclos en annexe 2). Deux autres rigoles entourent l'ensemble des box. Des mesures de bonne pratique ont été mises en place durant l'étude, comme la vérification et le nettoyage deux fois par jour des rigoles, ou le traitement des fèces avec du produit vaisselle afin de tuer des tiques éventuellement présentes.

Les deux veaux, de 6 et 9 mois, utilisés pour les expériences, ont été traités 10 jours avant la première infestation par un produit acaricide (de l'amitraz) et laissés dans les box pour éviter tout contact avec les tiques. Les *Amblyomma* collectés sur le terrain pouvant être infectés par *E. ruminantium*, les animaux ont été traités en prophylaxie avec de l'oxytétracycline longue action un jour avant le début de l'expérience, puis tous les 7 jours jusqu'à la fin de l'étude.

- *Expérience 1 : Infestation simultanée par les mâles des deux espèces*

Sur un veau, 11 mâles d'*A. variegatum* et 11 mâles d'*A. hebraeum* ont été mis dans deux sacs (5 et 6 mâles de chaque espèce par sac) de 15 cm de diamètre collés dans la région inguinale (Figure 31A). Servant comme témoin, l'autre veau a été infesté en parallèle par 22 mâles d'*A. hebraeum* placés dans deux sacs (10 et 12 par sac) collés également en région inguinale.

- *Expérience 2 : Etude de l'agrégation et de la fixation interspécifiques entre mâles*

*Expérience 2A* : 24 h après cette première infestation, les mâles d'*A. hebraeum* ont été enlevés. Cinq jours après, afin de laisser le temps aux mâles d'émettre leurs phéromones, les sacs ont été décollés, et le nombre de mâles d'*A. variegatum* vivants compté. Sur le veau témoin, une partie des mâles d'*A. hebraeum* a été enlevée afin d'avoir un nombre d'*A. hebraeum* équivalent au nombre d'*A. variegatum* fixés sur l'autre veau. Afin de simuler une infestation naturelle, les veaux furent maintenus en position physiologique couché pendant 45 minutes (Figure 31B), et 10 mâles d'*A. hebraeum* ont été relâchés sur le sol, près des onglons, entre les pattes arrières et avant.

*Expérience 2B et 2C* : 5 et 7 jours après cette dernière infestation, respectivement 10 et 15 mâles d'*A. hebraeum* provenant de l'élevage en laboratoire ont été relâchés suivant la même procédure. A la différence de l'expérience 2B, les tubes fermés par un tulle moustiquaire contenant les 15 mâles de l'expérience 2C ont été laissés pendant 1h avant l'expérience à proximité de l'animal afin de les stimuler. Pour ces deux dernières séries, les mâles ont été arrachés après 24h.

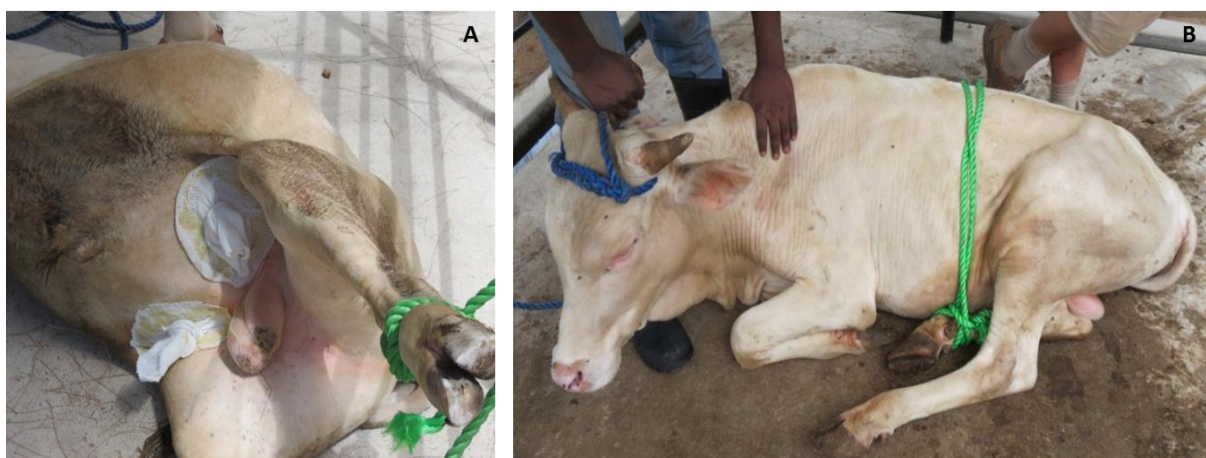
Les observations ont été faites à chaque fois 45 mn après avoir mis les tiques sur le sol, et le jour d'après.

- *Expérience 3 : Etude de l'agrégation, la fixation des femelles et formation de couples en présence des deux espèces*

Huit jours après la deuxième infestation, 3 femelles d'*A. variegatum* et 7 d'*A. hebraeum* ont été relâchées sur le sol, près du veau co-infesté maintenu couché en position physiologique. Sept femelles d'*A. hebraeum* ont été relâchées entre les pattes du veau témoin. Avant d'être placées sur le sol, les femelles ont été laissées dans les tubes fermés par un tulle moustiquaire placés pendant 1h à proximité de l'animal afin de les stimuler. Les observations ont été faites 45 mn après avoir laissé les tiques sur le sol, et le jour d'après. Des sacs ont été ensuite recollés autour des couples pour pouvoir collecter les femelles gorgées.

- *Données collectées*

A chaque observation, le nombre et la position de tiques fixées, vivantes ou mortes ont été relevés. Pour noter la position des individus à chaque observation, des photographies ont été prises, des schémas ont été dessinés, sur lesquels la distance entre chaque individu a été notée. Nous avons cherché à mesurer les distances réelles entre deux individus, i.e. lorsque l'animal est dans sa position physiologique, debout ou couché, et donc en essayant de tenir compte des plis de peau.



**Figure 31: Représentation du dispositif expérimental : (A) position des sacs collés dans la région inguinale ; (B) animal maintenu couché en position physiologique au moment de la mise en place des tiques entre les pattes**

## Résultats

- *Expérience 1- Infestation simultanée par les mâles des deux espèces*

Sur les 11 mâles de chaque espèce placés dans les deux sacs, 8 (72%) mâles d'*A. variegatum* (dont un mort) et 8 (72%) mâles d'*A. hebraeum* se sont fixés. Les mâles d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum* étaient mélangés et n'étaient pas regroupés en amas par espèce. La distance minimale entre les mâles d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum* considérés par paire était comprise entre 0,3 et 2,5 cm.

Sur l'animal témoin, 12 des 22 mâles d'*A. hebraeum* (54%) mis sur le veau se sont fixés : dans un des sacs, les mâles étaient tous regroupés, alors que dans l'autre ils étaient plus dispersés. Pour la suite des infestations, seuls 7 mâles ont été laissés sur cet animal.

- *Expérience 2 - Etude de l'agrégation et de la fixation des mâles d'A. hebraeum en présence des mâles d'A. variegatum*

Les résultats sont présentés dans les tableaux 5 et 6. Le pourcentage de fixation des mâles d'*A. hebraeum* 45 minutes après lâchage est compris entre 60 et 80% pour chaque série, en présence des mâles d'*A. variegatum* et/ou d'*A. hebraeum*, à l'exception de la série 2B lorsqu'ils étaient uniquement en présence de mâles d'*A. hebraeum* (pourcentage de fixation de 20%). Cependant, ce pourcentage était beaucoup plus faible après 24h sur l'animal infesté par *A. variegatum* (20 et 50% de fixation des mâles) : une grande partie de ces tiques ont été vues mal fixées au bout de 45 minutes et se sont probablement détachées. Au contraire, le pourcentage de mâles d'*A. hebraeum* fixés sur l'animal infesté par la même espèce restait élevé (entre 67 et 70% en excluant la série 2B).

Le pourcentage de mâles d'*A. hebraeum* fixés près des *A. variegatum*, 45 minutes après la mise en place des tiques près des animaux, était plus élevé lorsque le veau était seulement infesté par *A. variegatum* que lorsqu'il était infesté par les deux espèces depuis au moins 7 jours. Dans cette dernière situation, le même nombre de mâles d'*A. hebraeum* a été attiré par les mâles con- et hétéro-spécifiques. Sur l'animal infesté uniquement par *A. hebraeum*, les mâles fixés depuis 5 jours n'ont attirés aucun mâle. Lorsqu'ils étaient présents depuis 12 jours, ils ont attirés 25% des mâles. Lorsqu'ils n'étaient pas fixés près de ceux déjà présents depuis plusieurs jours, les mâles nouvellement fixés s'installaient sur d'autres sites de prédilection, en particulier sur le ventre, mais également sur des sites inhabituels (face dorsale de la cuisse ou patte).

**Tableau 5: Fixation de mâles d'*A. hebraeum* (Mh) sur des animaux infestés soit uniquement par des mâles d'*A. variegatum* (Mv), soit par des mâles d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum*.**

Expérience 2	Expérience 2A		Expérience 2B		Expérience 2C	
	5 Mv fixés depuis 5j		5 Mv fixés depuis 10j 5 Mh fixés depuis 5j [2 clusters 2-3Mv + 2Mh 1 Mh seul]		5 Mv fixés depuis 12j 5 Mh fixés depuis 7j [2 clusters 2-3Mv + 2Mh 1 Mh seul]	
Nb de Mh relâchés	10 Mh terrain		10 Mh laboratoire		15 Mh laboratoire	
Observation	après 45 mn	après 24h	après 45 mn	après 24h	après 45 mn	après 24h
Nb de Mh fixés	7 (70%)	5 (50%)	6 (60%)	2 (20%)	11 (73%)	4 (27%)
Nb de Mh mal fixé*	1	0	4	0	6	0
Nb de Mh fixé <5 cm de Mv (%**)	5 (71%)	4 (80%)	1 (17%)	0	4 (36%)	3 (75%)
Nb de Mh fixé < 5 cm cluster Mh homospecifique (%**)	NA	NA	0	0	4 (36%)	0
Nb Mh fixé dans des sites de fixation non usuels (%**)	1 (14%)	1 (20%)	2 (33%)	1 (50%)	1 (9%)	1 (25%)

\* mâle vu sur les animaux mais non fixé \*\*pourcentage calculé par rapport au nombre de mâle fixé

**Tableau 6: Fixation des mâles d'*A. hebraeum* (Mh) sur des animaux déjà infestés par des mâles de la même espèce**

Expérience 2	Expérience 2A		Expérience 2B		Expérience 2C	
	6 Mh fixés depuis 5j		6 Mh fixés depuis 10j 5 Mh fixés depuis 5j Mh 10j: [cluster de 2Mh + cluster de 4 Mh] Mh 5j: [3Mh seuls]		6 Mh fixés depuis 12j 5 Mh fixés depuis 7j Mh 10j: [cluster de 2Mh + cluster de 4 Mh] Mh 5j: [3Mh seuls]	
Nb de Mh relâchés	10 Mh terrain		10 Mh laboratoire		15 Mh laboratoire	
Observation	après 45 mn	après 24h	après 45 mn	après 24h	après 1h30	après 24h
Nb de Mh fixés	7 (70%)	7 (70%)	2 (20%)	2 (20%)	12 (80%)	10 (67%)
Nb de Mh mal fixé*	2	0	1	0	0	0
Nb de Mh fixé <5 cm de Mh 1 <sup>ère</sup> infestation (%**)	0	0	1 (50%)	1 (50%)	3 (25%)	3 (30%)
Nb de Mh fixé < 5 cm cluster Mh 2 <sup>ème</sup> infestation seulement (%**)	NA	NA	0	0	1 (8%)	1 (10%)
Nb Mh fixé dans des sites de fixation non usuels (%**)	0	0	1 (50%)	1 (50%)	3 (25%)	1 (8%)

\* mâle vu sur les animaux mais non fixé \*\*pourcentage calculé par rapport au nombre de mâle fixé

- *Expérience 3 - Etude de l'agrégation et de la fixation des femelles, et de la formation de couples en présence des deux espèces*

Les résultats sont présentés dans les tableaux 7 et 8. Seule 1 femelle d'*A. variegatum* sur les 3 introduites s'est fixée et s'est mise en couple avec un mâle d'*A. variegatum*. Le même nombre de femelles d'*A. hebraeum* introduites à proximité de l'animal infesté par les deux espèces ou uniquement par des mâles conspécifiques se sont fixées (3/7, soit 43%) ; elles ont toutes formé des couples avec les mâles conspécifiques. Tous les couples étaient cependant à proximité de mâles hétérospécifiques. Ces femelles se sont gorgées normalement et ont ensuite pondus une quantité normale d'œufs (estimation visuelle).

**Tableau 7: Agrégation-fixation et formation de couples par des femelles d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* mises en présence d'un veau infesté par les mâles des deux espèces**

Expérience 3	5 Mv fixés depuis 13j & 5 Mh fixés depuis 8j [2 clusters avec 2-3Mv + 2Mh et 1 Mh seul]			
	3 Fv laboratoire		7 Fh laboratoire	
	après 45 mn	après 24h	après 45 mn	après 24h
Nb de femelle fixée	1 (30%)	1 (30%)	3 (43%)	3 (43%)
Nb en couple homospécifique	1	1	3	3
Nb de couple au sein d'un cluster homospécifique	0	0	0	0
Nb de couple au sein d'un cluster hétérospécifique	1	1	3	3

**Tableau 8: Agrégation-fixation et formation de couples par des femelles d'*A. hebraeum* mises en présence d'un veau infesté par les mâles d'*A. hebraeum* uniquement**

Expérience 3	6 Mh fixés depuis 13j & 5 Mh fixés depuis 8j Mh 13j: [cluster de 2Mh + cluster de 4 Mh] Mh 8j: [3Mh seuls]	
	7 Fv laboratoire	
	après 45 mn	après 24h
Nb de femelle fixée	3 (43%)	4 (30%)
Nb en couple	2 (1 couple + 2 Fh sur le même mâle)	2 (1 Mh est tombé)
Nb de couple avec Mh fixés depuis 13j	2	0
Nb de couple avec Mh fixés depuis 8j	1	1

## Discussion

Le pourcentage de mâles d'*A. hebraeum* présents (fixés ou mal fixés) sur l'animal 45 minutes après le début de l'expérience était sensiblement le même pour toutes les séries d'infestation, sauf la série 2B. Il était en particulier identique sur les animaux infestés ou non par *A. variegatum*. Ce pourcentage était également similaire à celui trouvé lors de l'expérience faite en Guadeloupe avec les mâles d'*A. variegatum*. Cependant, 24h après mise en place des mâles, le nombre de mâles fixés était beaucoup plus faible, surtout sur le veau infesté par *A. variegatum*. Ceci s'explique probablement par le fait que le veau utilisé arrivait régulièrement à se lever (étant donné sa petite taille, les cordes glissaient), ce qui a sûrement empêché les tiques de se fixer correctement pendant les 45 minutes accordées. En effet, un grand nombre de tiques ont été vues mal attachées au bout de ces 45 minutes, et se sont détachées ensuite. Le pourcentage de fixation était supérieur sur l'autre animal, mieux contenu durant les 45 minutes. Cependant, lors de la dernière série nous l'avons laissé pendant 1h30 au lieu des 45 minutes, ce qui peut également expliquer le meilleur taux de fixation des mâles. Nous avons également utilisé successivement des mâles venant du terrain et d'autres venant de la colonie de laboratoire. Or, les premiers se sont mieux fixés que les derniers. Lors de la série 2B, le faible taux de fixation peut être dû au fait que les mâles n'avaient pas été stimulés (activés) avant l'expérience, et qu'ils étaient en quelque sorte « endormis ». Lorsque nous les avons laissés pendant 1h devant les veaux avant l'expérience, le pourcentage de mâles fixés était supérieur. De plus, les mâles de la colonie étaient assez âgés et sont restés plusieurs mois dans l'incubateur ce qui a dû jouer sur leur capacité de fixation. Il est intéressant de noter que les mâles qui n'ont pas réussi à se fixer sur l'animal pendant les 45 minutes accordées (mâles vus vivants sur le sol) n'ont pas été vus ensuite sur les animaux. Ils ont pu se faire écraser sur la petite surface bétonnée. La durée pendant laquelle les animaux sont laissés couchés est donc essentielle pour cette étude. Il serait alors intéressant de tester la capacité de fixation de mâles provenant de la colonie de laboratoire en fonction de la durée pendant laquelle les animaux sont laissés couchés, et vérifier en particulier si 45 minutes sont suffisantes pour que ces mâles soient suffisamment activés et se fixent.

Bien que l'animal soit couché sur un de ses flancs pendant les 45 minutes, les mâles d'*A. hebraeum* se sont fixés au niveau des deux sites de fixation en région inguinale sur l'animal infesté par *A. variegatum* uniquement. Cela semble indiquer que l'attractivité de ces sites est similaire malgré une plus grande proximité des tiques pour l'un des deux sites lorsqu'elles sont lâchées. Il faudrait cependant vérifier cela avec un plus grand nombre de tiques.

Nos résultats indiquent que les mâles d'*A. hebraeum* sont attirés et se fixent près des mâles d'*A. variegatum* lorsque ceux-ci sont peu nombreux, qu'ils soient seuls ou en présence d'autres mâles d'*A. hebraeum*. Cette attraction est possible dès le 5<sup>ème</sup> jour après le début de leur fixation. Au contraire, les mâles d'*A. hebraeum* ne semblent attirer des mâles cons-spécifiques qu'après le 7<sup>ème</sup> jour de fixation. Ceci est conforme avec les résultats de Rechav *et al.* (1977) et Norval & Rechav (1979)

montrant un début de production de phéromones AAP à 3 jours pour *A. variegatum* et 5 jours pour *A. hebraeum*, avec le pic de production atteint respectivement le 5<sup>ème</sup> et le 8<sup>ème</sup> jour. Suite à des contraintes de temps, nous avons tenté de réduire la durée avant la mise en place des mâles sur le sol de 8 jours à 5 jours. Cette expérience indique qu'il vaut cependant mieux tester l'attractivité des mâles fixés à partir du 8<sup>ème</sup> jour de fixation.

Le pourcentage de fixation des femelles était assez faible, et peut-être lié à leur âge. Les deux espèces se sont accouplées à des mâles homospécifiques, fixés à proximité des mâles hétérospécifiques. Leur capacité de reproduction ne semblait pas être altérée. Etant donné le faible nombre de femelles étudiées, il est difficile d'interpréter l'existence d'un effet de la présence de l'autre espèce sur la fixation ou la reproduction des femelles.

Cette expérience préliminaire avait essentiellement pour objectif de tester et de se familiariser avec le protocole. Ceci a permis de soulever des points spécifiques pour lesquels nous devrions faire attention lors des futures expériences :

- l'âge des mâles et des femelles ;
- la nécessité de stimuler les tiques avant l'expérience en les laissant devant les animaux ;
- le format des veaux inclus dans l'expérience (des veaux trop petits ne devraient pas être inclus) ;
- la durée de fixation des mâles (au moins 8 jours) avant de tester l'attraction des autres mâles par des mâles des deux espèces déjà présents sur l'animal.

Il apparaît possible d'utiliser des mâles qui viennent d'être enlevés des animaux si des contraintes liées au nombre de tiques disponibles existent. Avant la mise en place de ces expériences, il serait intéressant de tester certains points que nous n'avons pas pu évaluer :

- tester la durée pendant laquelle on doit maintenir les animaux couchés avec des tiques venant de la colonie du laboratoire ;
- vérifier que les animaux n'arrachent pas les sacs posés dans la région axillaire lorsque leur tête est attachée par une corde à la barrière du box pour éviter qu'ils ne se retournent.
- vérifier que les sites inguinaux et axillaires sont également attractifs pour les mâles lâchés entre les pattes de l'animal, et quel que soit le flanc sur lequel l'animal est couché.

## **2.2. Mise au point de protocoles pour l'étude des interactions entre les deux espèces et leur environnement**

L'analyse de la niche réalisée des deux espèces révèle qu'un gradient environnemental des températures de la première période de l'année (janvier à avril) sépare leurs distributions au Zimbabwe. Notre hypothèse est que ce gradient représente une différence de fitness compétitive entre les deux espèces : ainsi, *A. variegatum* aurait une meilleure survie au nord lui permettant d'être compétitivement dominante et similairement pour *A. hebraeum* au sud. Cette période correspond à la période de ponte et d'éclosion des œufs, et de la métamorphose des larves. Les expériences réalisées en conditions climatiques constantes semblent indiquer une meilleure survie d'*A. hebraeum* à ces différentes étapes aux températures élevées, mais les résultats sont assez variables d'un expérimentateur à l'autre pour l'étude de la ponte et l'éclosion des œufs, et nécessitent des études complémentaires.

Afin de vérifier que les conditions climatiques au sud de son aire de distribution peuvent réduire fortement ou empêcher l'éclosion et la ponte des œufs d'*A. variegatum*, il serait intéressant de tester cela en conditions naturelles à l'université vétérinaire de Maputo. Il faudrait évaluer la ponte et l'éclosion des femelles d'*A. variegatum* et d'*A. hebraeum* pendant toute la période de saison des pluies, correspondante à la période d'activité des adultes. Le protocole a été produit et est décrit en annexe 3.





**PARTIE IV : DESCRIPTION DES MECANISMES DE  
COMPETITION ET INDUCTION DE LA PARAPATRIE  
ENTRE *A. VARIEGATUM* ET *A. HEBRAEUM***



D'après l'analyse de la niche environnementale réalisée d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* et les observations de terrain, la distribution des deux espèces serait limitée par des interactions compétitives entre elles. D'après les observations faites sur le terrain et les données de la littérature, la compétition exclusive entre les deux espèces pourrait être due à la compétition sexuelle probablement associée à un autre mécanisme indirect de compétition liée au mécanisme de régulation de leurs populations (compétition pour les ressources, compétition apparente via un pathogène ou un prédateur).

Les modèles classiques de compétition de Lotka-Volterra modélisent les dynamiques de population de deux espèces entrant en compétition pour des ressources communes, et ayant un faible impact sur ces dernières (ressources considérées comme illimitées). Les modèles de dynamique de population entre deux espèces en compétition sexuelle, avec ou non compétition pour les ressources, montrent que le résultat de la compétition peut être différent du modèle classique de Lotka-Volterra (Kuno 1992, Yoshimura & Clark 1994). Comme la compétition pour les ressources, la compétition sexuelle peut induire l'exclusion ou la coexistence des deux espèces en fonction du coefficient de compétition. Cependant, lors d'une compétition sexuelle, le résultat de la compétition (soit, l'espèce dominante) est toujours dépendant des conditions initiales (abondance initiale des deux espèces) : lorsque l'abondance initiale est extrêmement en faveur d'une espèce, celle-ci exclue l'autre espèce. Au contraire, lors d'une compétition uniquement pour les ressources, quelque soit l'abondance initiale des deux espèces, celles-ci s'excluent si la compétition interspécifique est supérieure à la compétition intraspécifique et coexistent si ce n'est pas le cas. Ainsi, la compétition sexuelle impose un seuil d'abondance à dépasser pour qu'une espèce invasive puisse s'établir dans un lieu donné ce qui n'est pas le cas avec la compétition pour les ressources. Des modèles spatiaux incluant une hybridation stérile entre deux espèces en compétition pour les mêmes ressources montrent que les deux espèces peuvent être en parapatricie sous certaines conditions, fonction de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement (variation spatiale des performances des deux espèces), de la diffusion des deux espèces, et de leur distribution historique (Ribeiro & Spielman 1986, Case *et al.* 2005).

Afin d'illustrer ces éléments et d'identifier les conditions entraînant l'exclusion ou la coexistence de deux espèces avec un pourcentage d'hybridation entre 10 et 20% lorsque les deux espèces ont la même abondance, nous avons réalisé différentes simulations avec un modèle de population logistique de Yoshimura & Clark (1994). Ce modèle permet d'identifier les paramètres déterminant la coexistence ou l'exclusion des deux espèces à un site donné sans l'effet de la dispersion, notamment par une présentation graphique très visuelle. Nous avons ensuite développé un modèle spatial en temps discret, qui permet d'intégrer la dimension spatiale et de déterminer les conditions permettant la parapatricie. Par souci de simplicité, nous avons choisi un modèle discret qui offre l'avantage de ne pas tenir compte de la saisonnalité. Nous présentons ici une solution numérique de ces modèles.

## 1. MATERIELS ET METHODES

### 1.1. Conditions d'application des modèles

Les deux mécanismes de compétition évoqués précédemment, compétition sexuelle et compétition indirecte (ressources, prédateurs,...), sont investigués. Nous supposons ici que la compétition indirecte entre les deux espèces implique tout mécanisme commun de régulation des populations entre les deux espèces. Ceci concerne les mécanismes induisant une capacité de charge commune aux deux espèces, avec une compétition interspécifique inférieure ou égale à la compétition intraspécifique (et donc un coefficient de compétition inférieur ou égal à 1). Nous supposons également que la dynamique de population des deux espèces a un faible impact sur celle des hôtes (les « ressources »), des prédateurs ou des pathogènes.

En ce qui concerne la compétition sexuelle, nous considérons que les accouplements interspécifiques génèrent des œufs stériles (hybridation stérile). Afin d'appliquer le modèle aux deux espèces étudiées, nous considérons ici le cas où les femelles s'accouplent une seule fois alors que les mâles s'accouplent plusieurs fois. Les mâles ne constituent donc pas une ressource limitée. Le croisement interspécifique entre les deux espèces est considéré stérile et induit donc un échec reproductif pour les femelles mais pas pour les mâles. On suppose que la densité des mâles est proportionnelle à celle des femelles.

### 1.2. Le modèle logistique de Yoshimura & Clark (1994)

Soient deux espèces  $i$  et  $j$ . Le modèle est construit comme suivant :

$$\frac{dN_i}{dt} = \left( b_i \frac{N_i}{N_i + \beta_{ij} N_j} - m_i \right) N_i \quad (1)$$

Avec  $N_i$  et  $N_j$  la taille de la population de femelles de l'espèce  $i$  et  $j$ ,  $b_i$  le taux de reproduction de l'espèce  $i$  (sans l'effet de la compétition sexuelle),  $m_i$  le taux de mortalité,  $\beta_{ij}$  le paramètre de compétition sexuel.

$b_i$  et  $m_i$  sont définis par :

$$\begin{aligned} m_i &= b_{0i} - (b_{0i} - b_{ki}) \left( \frac{N_i}{K_i} + \frac{c_{ij} N_j}{K_i} \right) \\ b_i &= m_{0i} + (m_{ki} - m_{0i}) \left( \frac{N_i}{K_i} + \frac{c_{ij} N_j}{K_i} \right) \end{aligned}$$

où  $c_{ij}$  est le paramètre de compétition pour les ressources,  $b_{0i}$  et  $m_{0i}$  les taux intrinsèques de naissance et de mortalité,  $b_{ki} = m_{ki}$  les taux de naissance et de mortalité à la capacité de charge à l'équilibre  $N_i = K_i$ . La définition de  $b_i$  et  $m_i$  intègre l'effet densité-dépendant sur les paramètres de

mortalité et de reproduction, avec augmentation de la mortalité et diminution linéaire de la reproduction avec la densité (et donc lorsqu'on approche une situation d'équilibre). Ainsi  $b_{0i} \geq b_{ki}$  et  $m_{0i} \leq m_{ki}$ .

Le coefficient de compétition sexuel  $\beta_{ij}$  représente le ratio du taux de croisements hétérospécifiques (croisement des femelles de l'espèce  $i$  par les mâles de l'espèce  $j$ ) sur le taux de croisements homosspécifiques lorsque les mâles sont présents en proportions égales. On considère que le nombre de femelles ne formant pas de couples est négligeable et par conséquent les femelles sont en couples avec des mâles homo- ou hétéro-spécifiques. Une valeur de  $\beta_{ij} = 0$  signifie une isolation sexuelle totale entre les deux espèces (aucun couple hétérospécifique), et une valeur de  $\beta_{ij} = 1$  signifie une absence de discrimination des mâles des deux espèces (i.e. les femelles  $i$  s'accouplent autant avec les mâles hétérospécifiques que conspécifiques). Dans notre cas, nous avons observé sur le terrain dans une pâture où l'abondance des deux mâles était quasi-similaire, un coefficient de  $\beta$  entre 0,14 et 0,19 pour les deux espèces.

Les résultats sont présentés graphiquement par la représentation des courbes isoclines de croissance nulle des deux populations ( $\frac{dN_i}{dt} = 0$ ). Nous avons réalisé différentes simulations, en supposant une même capacité de charge à l'équilibre des deux espèces. Les simulations ont été faites pour des valeurs du coefficient de compétition sexuelle de (0,1 ; 0,15 ; 0,2), du coefficient de compétition pour les ressources de (0 ; 0,5 ; 1), de  $m_{02}$  de (1 ; 1,2 ; 1,4) avec les paramètres suivants maintenus constants :  $K_1 = K_2 = 1$ ,  $b_{k1} = b_{k2} = 2$ ,  $b_{01} = b_{02} = 2$ ,  $m_{k1} = m_{k2} = 2$ , et  $m_{01} = 1$ , afin d'avoir un taux de croissance initial de l'espèce 1 en l'absence d'espèce 2 de  $\lambda_{01} = \frac{b_{01}}{m_{01}} = 2$ .

### 1.3. Le modèle spatial en temps discret

Nous considérons la dynamique des populations de  $g$  sites indexé par  $p \in \{1, \dots, g\}$ . Les sites  $1, \dots, g$  sont dispersés uniformément dans une dimension spatiale et sont geo-référencés par  $x(p) = \frac{p-1}{g-1}$ . A chaque pas de temps  $t$  et à chaque site  $p$  nous modélisons le nombre de femelles des deux tiques,  $N_{1p}^t$  et  $N_{2p}^t$ , et le nombre d'hôtes,  $H_p^t$ .

Nous avons divisé en deux étapes les événements pour les hôtes. La première étape modélise la dynamique de population des hôtes à chaque site  $p$ , à l'aide d'une fonction logistique classique :

$$H_p^{t+a} = r_H H_p^t \left( \frac{K_H - H_p^t}{K_H} \right)$$

où  $r_H$  est le taux de croissance intrinsèque et  $K_H$  la capacité maximale du nombre d'hôtes par site. Dans une deuxième étape, on modélise la dispersion entre sites liés aux échanges d'animaux :

$$\mathbf{H}_q^{t+1} \sim \text{Multinomial}(H_q^{t+a}, \boldsymbol{\rho}_q)$$

$$H_p^{t+1} = \sum_q \mathbf{H}_{qp}^{t+1}$$

où  $H_q^{t+a}$  est le nombre d'animaux du site  $q$  qui se sont dispersés parmi les  $g$  sites selon le vecteur de probabilité  $\boldsymbol{\rho}_q$  ; donc,  $\mathbf{H}_q^{t+1}$  est le vecteur de répartition des animaux provenant du site  $q$  dans les différents sites,  $\mathbf{H}_{qp}^{t+1}$  est le  $p^{\text{ième}}$  élément de ce vecteur et, donc,  $H_p^{t+1}$  le nombre d'animaux au site  $p$  après l'étape de dispersion.

Les vecteurs  $\boldsymbol{\rho}_q$  sont construits en utilisant un noyau de dispersion avec la fonction de répartition suivante :

$$p(d) = \begin{cases} (1 - \rho) \frac{k \exp\left(-\left(\frac{d}{\theta}\right)^k\right)}{\theta \Gamma\left(\frac{1}{k}\right)}, & d > 0 \\ \rho, & d = 0 \end{cases}$$

donc, à chaque pas de temps, chaque animal a une probabilité  $p$  de changer de site, et dans ce cas, le nouveau site est un choix aléatoire suivant un noyau de forme exponentielle à puissance de paramètres  $k$  (forme) et  $\theta$  (échelle). La distance moyenne des événements de dispersion en fonction de ce noyau est :

$$E[d|d > 0] = \theta \frac{\Gamma\left(\frac{2}{k}\right)}{\Gamma\left(\frac{1}{k}\right)}$$

Les événements de dispersion suivent une loi Gaussienne avec  $k=2$ , une loi exponentielle avec  $k=1$ , et une loi dit exponentielle-puissance avec une dispersion allongée (grande queue) avec  $0 < k < 1$ . Ce noyau a été tronqué à  $p=1$  et  $p=g$  pour qu'il n'y ait pas d'évènements de dispersion en dehors du système (i.e. qu'aucun bovin ne sorte en dehors de ce système).

Nous avons divisé en trois étapes les événements pour les tiques. La première étape prend en compte les facteurs de reproduction et de mortalité dits densité indépendants :

$$N_{ip}^{t+a} \sim \text{Binomial}(r_{ip} N_{ip}^t, s_{ip})$$

où  $r_{ip}$  est le nombre d'œufs généré par femelle et  $s_{ip}$  est la probabilité de survie de chaque œuf. La deuxième étape prend en compte les facteurs dits densité dépendants :

$$N_{ip}^{t+b} \sim \text{Binomial}(N_{ip}^{t+a}, \mu_{ip}^{t+a} d_{ip}^{t+a})$$

avec

$$\mu_{ip}^{t+a} = \frac{K_{ip} - (N_{ip}^{t+a} + c_{ij}N_{jp}^{t+a})}{K_{i,p}}$$

$$d_i = \frac{N_{ip}^{t+a}}{N_{ip}^{t+a} + \beta_{ij}N_{jp}^{t+a}}$$

Et enfin

$$K_{ip}^t = k_{ip}H_p^t$$

où  $k_{ip}$  est le nombre maximal de tiques par hôte,  $H_p^t$  est le nombre d'hôtes dans le site  $p$  défini auparavant.  $K_{ip}^t$  est une fonction linéaire de nombre des hôtes. La compétition sexuelle est modélisée comme vu précédemment (chap. IV.1.2.). Dans la suite, pour simplifier nous considérons  $K_{H,p}$  et  $k_{i,p}$  constants dans l'espace, i.e.  $K_{H,p} = K_{H,p+1}$  et  $k_{i,p} = k_{i,p+1}$ .

La troisième partie modélise la dispersion des tiques :

$$\mathbf{N}_{iq}^{t+1} \sim \text{Multinomial}\left(N_{iq}^{t+b}, \frac{\mathbf{H}_q^{t+1}}{H_q^{t+a}}\right)$$

$$N_{ip}^{t+1} = \sum_q \mathbf{N}_{iqp}^{t+1}$$

où  $N_q^{t+b}$  est le nombre de tiques du site  $q$  qui se sont dispersées parmi les  $g$  sites grâce à la dispersion des hôtes, donc, selon le vecteur de probabilité  $\frac{\mathbf{H}_q^{t+1}}{H_q^{t+a}}$  (lorsque  $H_q^{t+a} = 0$  il n'y a pas dispersion).  $\mathbf{N}_{iq}^{t+1}$  est le vecteur de répartition des tiques provenant du site  $q$  dans les différents sites,  $\mathbf{N}_{iqp}^{t+1}$  est le  $p^{\text{ième}}$  élément de ce vecteur et, donc,  $N_{ip}^{t+1}$  le nombre de tiques au site  $p$  après l'étape de dispersion.

Afin de mieux comprendre l'influence des facteurs liés à la compétition, la dispersion, et aux paramètres de reproduction et de survie densité-indépendants des espèces, nous avons effectué différentes simulations en maintenant fixe les paramètres suivant:  $k_i=k_j=500$ ;  $K_H=100$ ;  $r_H=2$ ;  $r_1=r_2=20000$  œufs; pour les paramètres de dispersion nous avons utilisé  $p=0,95$ ,  $k=0,5$  et  $E[d|d > 0]=1/g$  (la distance entre les sites voisins). Au temps  $t_0$ , les hôtes ont été mis dans tous les sites  $p$  avec  $H_p^{t_0}=100$ .

Nous définissons  $\lambda_{ip}$  comme étant le taux de croissance densité-indépendant de la population de l'espèce  $i$  en l'absence d'interactions avec l'espèce  $j$ , avec  $\lambda_{ip} = r_{ip}S_{ip}$ , et variant en fonction des conditions environnementales. Avoir  $\lambda_{ip}>1$  signifie une croissance positive de la population de l'espèce  $i$  dans le site  $p$  en l'absence d'interactions avec l'espèce  $j$  (i.e. site dont l'environnement est favorable à la croissance de l'espèce). A l'inverse,  $\lambda_{ip}<1$  signifie une croissance négative de la population dans le site  $p$  (site dont l'environnement est défavorable à la croissance de l'espèce  $j$ ).



Nous avons réalisé une première série de simulations (série U) en considérant deux espèces initialement allopatriques placées dans un milieu homogène avec  $\lambda_{ip}$  constant pour les deux espèces. Lors de cette simulation, au temps  $t_0$ , l'espèce  $i$  est présente seulement dans le premier site ( $N_{i,p=1}^{t_0}=100$ ) et l'espèce  $j$  uniquement dans le dernier site, à l'opposé ( $N_{i,p=g}^{t_0}=100$ ). Dans les simulations effectuées, nous avons fixé le coefficient de compétition sexuel  $\beta_{ij}$  à 0,15, et fait varier le coefficient de compétition pour les ressources  $c_{ij}$  (0 ; 0,5 ; 1), et le coefficient de diffusion  $\rho$  (0,01 ; 0,05 ; 0,1), et le taux de survie densité indépendante  $s_i$  ( $1,1 \times 10^{-4}$  ;  $7,0 \times 10^{-5}$ ), induisant une valeur de  $\lambda_{ip}$  de (2,2 ; 1,4). Nous avons alors cherché les valeurs du taux de survie densité indépendante de l'espèce  $j$  ( $s_j$ ) pour lesquelles les conditions entraînent une sympatrie, une parapatricie ou une exclusion des deux espèces.

Nous avons ensuite réalisé une deuxième série de simulations (série V) en considérant deux espèces initialement placées dans un milieu hétérogène où le taux de croissance densité-indépendant et interactions-indépendant des espèces  $\lambda_{ip}$  varie dans l'espace. L'objectif était de simuler une variation spatiale de ces paramètres avec les conditions environnementales. Nous avons considéré un taux de croissance  $\lambda_{ip}$  variant pour l'espèce  $i$  de manière linéaire dans l'espace. Pour obtenir ça, nous avons fixé  $r_{ip}$ , avec  $r_{ip+1} = r_{ip}$ . Ainsi :

$$s_{ip} = a_i(1 - x(p))$$

$$\lambda_{ip} = r_i s_{ip} = r_i a_i(1 - x(p))$$

Nous avons considéré le taux de croissance  $\lambda_{jp}$  de l'espèce  $j$  comme étant constant dans l'espace.

Nous avons ensuite réalisé deux séries de simulations.

- Dans un premier temps (série V1), nous avons fixé  $a_1 = 1,5 \times 10^{-4}$ ,  $a_2 = 0$  et par conséquent  $\lambda_{ip}$  varie entre 3 et 0 pour  $p \in \{1, \dots, 100\}$  ; et  $\lambda_{jp} = 2$ .
- Dans un deuxième temps (série V2), nous avons fixé  $a_1 = 0,9 \times 10^{-5}$  et par conséquent  $\lambda_{ip}$  varie entre 1,8 et 0 pour  $p \in \{1, \dots, 100\}$  ; et nous avons fixé  $\lambda_{jp} = r_i r s_{ip} = 1,2$ . Pour obtenir ces valeurs, nous avons multiplié les taux de croissance des deux espèces de la série V1 par 0,6. Ainsi le ratio  $\frac{\lambda_{ip}}{\lambda_{jp}}$  est le même dans les deux séries.

Bien que ces deux simulations ne représentent probablement pas les conditions naturelles (le gradient de fitness d'une espèce aurait plutôt une forme quadratique (Garcia-Ramos 2000)), elles permettent d'accentuer les différences entre les deux espèces et d'évaluer l'effet des différents facteurs. Deux situations différentes de répartition spatiale initiale des deux espèces ont été testées :

- situation initiale sympatrique (séries V1.A et V2.A) : les deux espèces ont été mises dans tous les sites  $p$  avec la même abondance :  $N_{i,p}^{t_0}=100$  et  $N_{j,p}^{t_0}=100$  ;

- situation initiale allopatrique (séries V1.B et V2.B) avec le même processus que celui utilisé dans la série U,  $N_{i,p=1}^{t0}=100$  et  $N_{j,p=g}^{t0}=100$ .

Nous avons fait varier le coefficient de compétition sexuel  $\beta_{ij}$  (0,1 et 0,15), de compétition pour les ressources  $c_{ij}$  (0 ; 0,5 ; 1), et de diffusion  $\rho$  (0,01 ; 0,05 ; 0,1). Le tableau 9 regroupe les valeurs de l'ensemble des paramètres que l'on a fait varier dans les différentes séries de simulation. Nous avons estimé l'abondance des deux espèces à l'équilibre, après 200 pas de temps, correspondant à 200 années. Chaque simulation a été lancée 100 fois et nous avons calculé une moyenne de l'abondance des deux espèces à l'équilibre, et une moyenne de la largeur de la zone de recouvrement des deux distributions. Pour chaque série de simulation, nous avons regardé au moins 30 résultats afin de vérifier visuellement l'existence de variations éventuelles entre les simulations d'une même série.

**Tableau 9: Valeurs des paramètres utilisées pour les différentes séries de simulation**

Paramètres		série U	séries V1	séries V2
Pattern de distribution		allopatrique	allopatrique sympatrique	allopatrique sympatrique
Effectif initial	$N_{i,p}^{t0}$	$N_{1,p=1}^{t0}=N_{2,p=100}^{t0}=100$	$(N_{1,p=1}^{t0}=N_{2,p=100}^{t0}=100 ; N_{1,p}^{t0}=N_{2,p}^{t0}=100)$	$(N_{1,p=1}^{t0}=N_{2,p=100}^{t0}=100 ; N_{1,p}^{t0}=N_{2,p}^{t0}=100)$
Coefficient de compétition sexuel	$\theta$	0.15	(0.1 ; 0.15; 0.1 et 0.15)	(0.1 ; 0.15; 0.1 et 0.15)
Coefficient de compétition pour les ressources	$c$	(0 ; 0.5 ; 1)	(0 ; 0.5 ; 1)	(0 ; 0.5 ; 1)
Coefficient de diffusion	$\rho$	(0.01 ; 0.05 ; 0.1)	(0.01 ; 0.05 ; 0.1)	(0.01 ; 0.05 ; 0.1)
Taux de survie densité indépendante de l'espèce 1	$s_1$	$(1.1 \times 10^{-4} ; 7.0 \times 10^{-5})$	$1.5 \times 10^{-4} (1-x(p))$	$0.9 \times 10^{-4} (1-x(p))$
Taux de survie densité indépendante de l'espèce 2	$s_2$	x	$1 \times 10^{-4}$	$6 \times 10^{-5}$
Taux de croissance densité-indépendante et interactions-indépendantes de l'espèce 1	$\lambda_1$	(2.2 ; 1.4)	entre 0 et 3	entre 0 et 1.8
Taux de croissance densité-indépendante et interactions-indépendantes de l'espèce 2	$\lambda_2$	x	2	1.2

## 2. RESULTATS

Par la suite, afin d'alléger la lecture, nous simplifions le terme « taux de croissance densité-indépendant et interactions-indépendant » ( $\lambda_i$ ) par « taux de croissance ».

### 2.1. Résultats du modèle logistique

Lorsque l'on considère seulement la compétition sexuelle avec un coefficient de compétition similaire entre les deux espèces et compris entre 0,1 et 0,2, il existe un équilibre stable où les deux espèces peuvent coexister si leur taux de croissance est suffisamment élevé (Figure 32 et tableau 10). En effet, même si les deux espèces ont le même taux de croissance, elles ne peuvent coexister si ce dernier est trop faible et ce, d'autant plus si le coefficient de compétition sexuel est élevé (tableau 10). Par ailleurs, si la différence du taux de croissance entre les deux espèces est trop grande, l'équilibre devient également instable, et les deux espèces s'excluent (Figure 33). Dans l'exemple présenté dans la Figure 32 pour un coefficient de compétition sexuel de 0,15, les deux espèces ne peuvent ainsi pas coexister lorsqu'une espèce a un taux de croissance 1,2 fois supérieur à l'autre. A l'inverse, une asymétrie dans les coefficients de compétition sexuelle entre les deux espèces ayant des taux de croissance différents peut favoriser la coexistence (Figure 33). Ceci est le cas lorsque le coefficient de compétition sexuel est plus faible pour l'espèce ayant le plus faible taux de croissance.

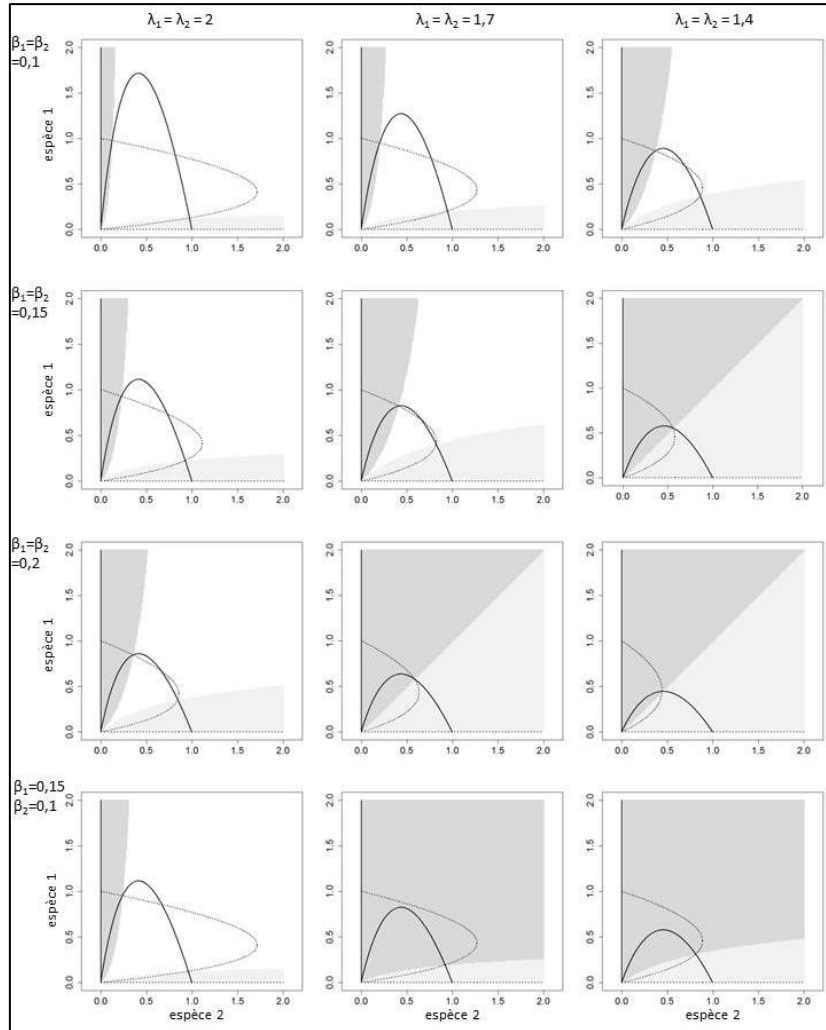
Lorsqu'il y a à la fois compétition sexuelle et compétition pour les ressources, les conditions permettant un équilibre stable où les deux espèces peuvent coexister sont encore plus réduites (Figure 34, tableau 10). Dans les conditions testées, nous n'avons ainsi pas trouvé de conditions permettant la coexistence des deux espèces lorsque ce coefficient de compétition était de 1.

Lorsque la compétition sexuelle est incluse dans le modèle, l'espèce dominante est toujours dépendante des conditions initiales des deux espèces. Les courbes séparant les conditions d'abondance entraînant l'exclusion de l'une ou l'autre des deux espèces, ou la coexistence des deux espèces, est déterminée par les courbes de croissance et le coefficient de compétition sexuel des deux espèces. Lorsqu'il n'y a pas de point d'équilibre de coexistence entre les deux espèces et que tous les paramètres sont égaux entre les deux espèces, cette courbe correspond à la droite unitaire correspondant à une même abondance pour les deux espèces : cela signifie que l'espèce la plus nombreuse exclura l'autre.

**Tableau 10: Valeur minimale du taux de croissance des deux espèces en dessous de laquelle il n'y a pas de point d'équilibre de coexistence en fonction des coefficients de compétition sexuelle ( $\beta$ ) et pour les ressources ( $c$ ), et du taux intrinsèque de naissance  $b_0$ , identiques pour les deux espèces**

$b_0$	$c$		
	0	0.5	1
$\beta = 0.1$			
2	1.33	2.22	*
3	1.27	1.67	*
$\beta = 0.15$			
2	1.67	4	*
3	1.5	2.5	*
$\beta = 0.2$			
2	1.74	*	*
3	1.58	3.75	*

\* absence de point d'équilibre de coexistence pour toutes les valeurs du taux de croissance



**Figure 32: Courbes isoclines de croissance nulle de l'espèce 1 (en pointillé) et espèce 2 (en gras) en fonction des coefficients de compétition sexuelle des deux espèces ( $\beta_1$  et  $\beta_2$ ) et du taux de croissance des deux espèces identique ( $\lambda_1=\lambda_2$ ), pour les valeurs des paramètres suivantes  $K_1=K_2=1$ ,  $b_{k1}=b_{k2}=2$ ,  $b_{01}=b_{02}=2$ ,  $c=0$ . En blanc : conditions d'abondance permettant coexistence des deux espèces au point d'équilibre, situé au croisement des deux courbes ; en gris foncé : conditions entrainant l'exclusion de l'espèce 2 ; en gris clair : conditions entrainant l'exclusion de l'espèce 1**

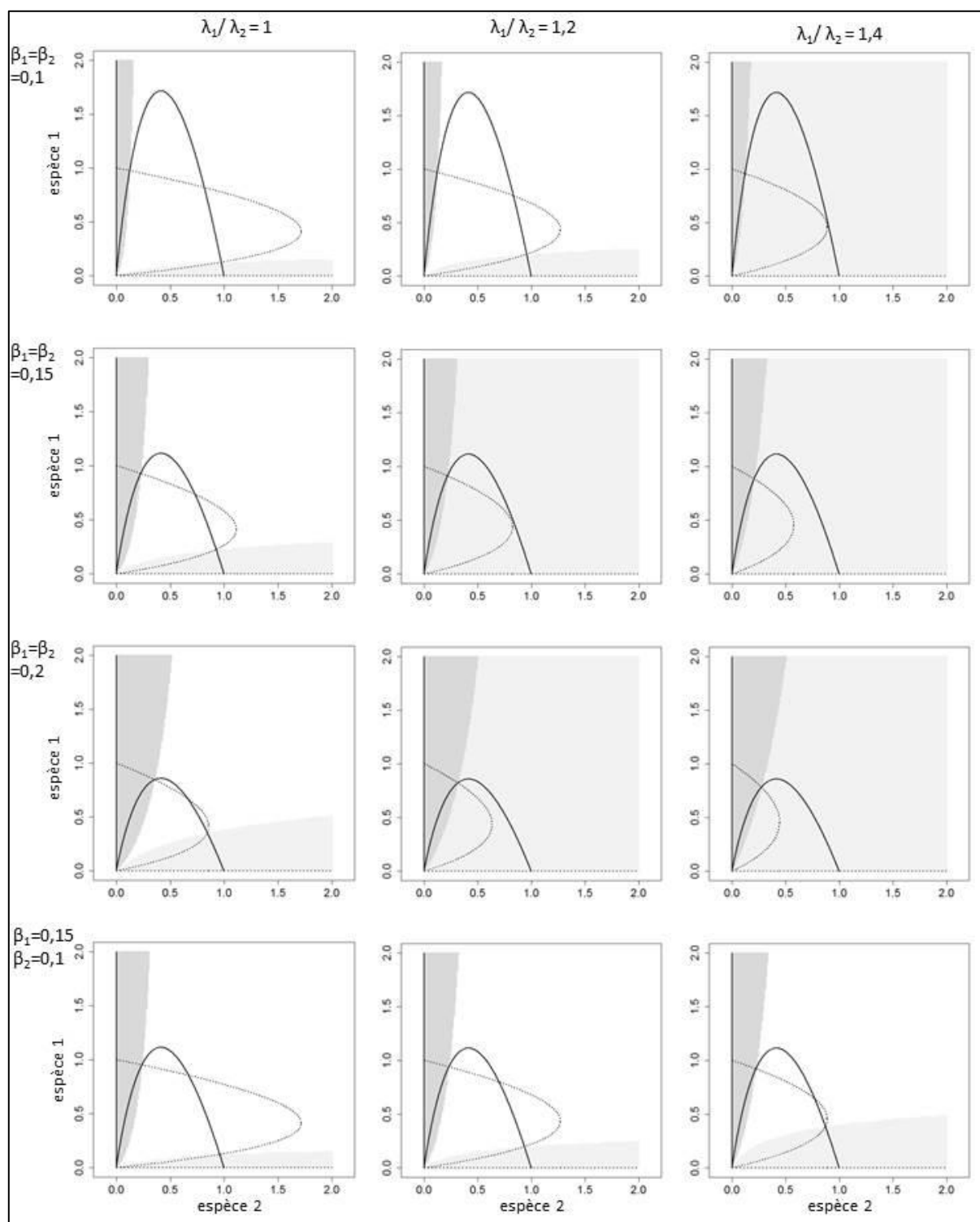


Figure 33: Courbes isoclines de croissance nulle de l'espèce 1 (en pointillé) et espèce 2 (en gras) en fonction des coefficients de compétition sexuelle des deux espèces ( $\beta_1$  et  $\beta_2$ ) et du ratio du taux de croissance des deux espèces ( $\lambda_1/\lambda_2$ ) pour les valeurs des paramètres suivantes :  $K_1=K_2=1$ ,  $b_{k1}=b_{k2}=2$ ,  $b_{01}=b_{02}=2$ ,  $\lambda_1=2$ . En blanc : conditions d'abondance permettant coexistence des deux espèces au point d'équilibre, situé au croisement des deux courbes ; en gris foncé : conditions entrainant l'exclusion de l'espèce 2 ; en gris clair : conditions entrainant l'exclusion de l'espèce 1

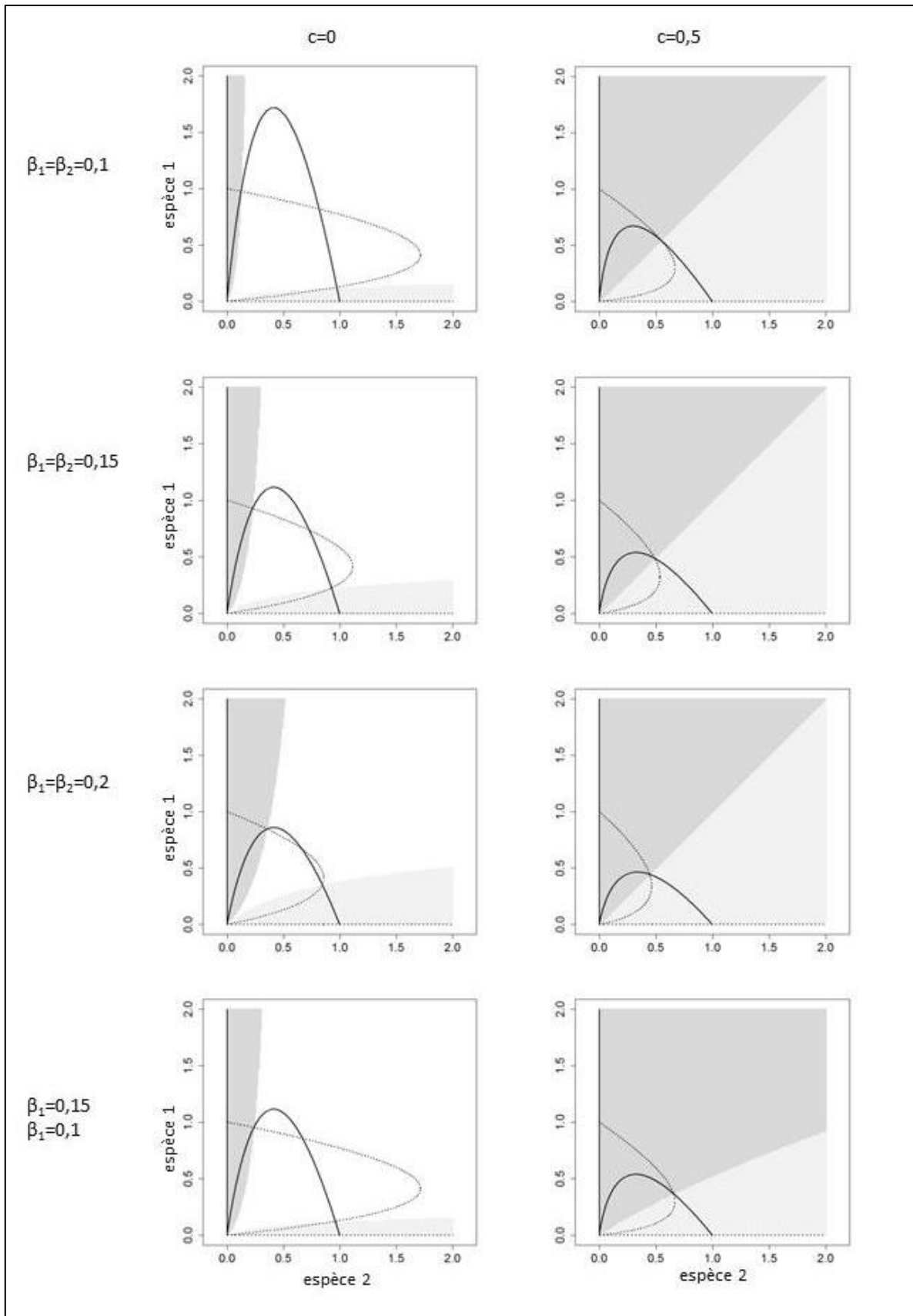


Figure 34: Courbes isoclines de zero croissance nulle de l'espèce 1 (en pointillé) et espèce 2 (en gras) en fonction des coefficients de compétition sexuelle des deux espèces ( $\beta_1$  et  $\beta_2$ ) et du coefficient de compétition pour les ressources ( $c$ ), pour les valeurs des paramètres suivantes :  $K_1=K_2=1$ ,  $b_{k1}=b_{k2}=2$ ,  $b_{01}=b_{02}=2$ ,  $\lambda_1=\lambda_2=2$ . En blanc : conditions d'abondance permettant coexistence des deux espèces au point d'équilibre, situé au croisement des deux courbes ; en gris foncé : conditions entrainant l'exclusion de l'espèce 2 ; en gris clair : conditions entrainant l'exclusion de l'espèce 1

## 2.2. Résultats du modèle spatial

### 2.2.1. Série U : Espèces initialement allopatriques en milieu homogène (taux de croissance des deux espèces constant dans l'espace)

Le tableau 11 indique les valeurs du ratio du taux de croissance des deux espèces à partir desquelles il y a exclusion entre les deux espèces et ce, lorsque le coefficient de compétition sexuelle est fixée à 0,15. Ces données indiquent que la parapatricie est d'autant plus stable que le coefficient de compétition pour les ressources est élevé : il y a ainsi parapatricie pour des valeurs plus élevées du ratio du taux de croissance des deux espèces, ou du coefficient de diffusion, lorsque le coefficient de compétition pour les ressources augmente. Cependant lorsque le taux de croissance de l'espèce 1 est faible, il y a exclusion de l'une des deux espèces pour un taux de croissance de l'espèce 2 légèrement plus élevé que celui de l'espèce 1. Dans ces conditions, les espèces ne peuvent coexister que si elles ont un taux de croissance relativement similaire.

**Tableau 11: Valeur du ratio du taux de croissance des deux espèces ( $\lambda_1/\lambda_2$ ) au dessus de laquelle il y a exclusion de l'espèce B dans tous les sites, en fonction des valeurs du potentiel de croissance de l'espèce 1 ( $\lambda_1$ ), des coefficients de compétition interspécifique (c) et de diffusion ( $\rho$ ), pour une valeur de coefficient de compétition sexuelle de 0,15. (série U). En dessous de cette valeur, il y a parapatricie avec un faible recouvrement des deux distributions**

$\lambda_1$	C		
	0	0.5	1
<b><math>\rho = 0.01</math></b>			
2.2	1.571	2.2	2.3
1.4	1.4	1.4	1.4
<b><math>\rho = 0.05</math></b>			
2.2	1.294	1.323	1.467
1.4	1.4	1.210	1.272
<b><math>\rho = 0.1</math></b>			
2.2	1,176	1.184	1.222
1.4	1.4	1.27	1.17

### 2.2.2. Série V : Milieu hétérogène (gradient de fitness des deux espèces)

Lorsqu'initialement les espèces sont sympatriques, la frontière parapatricie se stabilise autour de la zone où le ratio du taux de croissance des deux espèces est égal à 1. Ceci est valable lorsque les coefficients de compétition sont égaux pour les deux espèces (Figures 35 & 36). Si ce n'est pas le cas la frontière est un peu décalée (Figure 37). La largeur de la zone de recouvrement est plus grande

lorsqu'il n'y a que la compétition sexuelle (Figure 35 & 36, Tableau 12). La zone de recouvrement est par ailleurs d'autant plus importante que le coefficient de diffusion augmente et que le coefficient de compétition sexuelle est faible (Figures 35 & 36). Cependant, la taille de la zone se réduit lorsque le taux de croissance des deux espèces est faible (Figure 38).

Lorsque les espèces sont initialement allopatriques, la frontière parapatricque se situe rarement au niveau du ratio unitaire du taux de croissance des deux espèces. Lorsque la diffusion est faible, la zone de recouvrement des deux distributions est faible (Tableau 12) et sa position varie beaucoup au cours des différentes simulations, ce qui explique la largeur de la zone de recouvrement qui semble apparaître sur les données d'abondance moyennées (Figures 35 & 36). La frontière se situe plutôt au milieu de la zone d'étude (petite déviation). Cela apparaît être également le cas lorsque la compétition pour les ressources augmente (Figure 35). La figure 39B montre un exemple d'une telle variation. En revanche, la frontière parapatricque se stabilise à proximité de ce ratio unitaire lorsque le coefficient de diffusion augmente et que les coefficients de compétition sont égaux pour les deux espèces. Mais contrairement à ce qui est observé en situation initiale de sympatrie, la position de la frontière parapatricque apparaît être légèrement décalée par rapport à ce ratio, et cela est le cas pour l'ensemble des valeurs des paramètres estimés (variation du coefficient de compétition sexuelle, ou du taux de croissance des espèces). La zone de recouvrement diminue lorsque les coefficients de compétition des ressources et de compétition sexuelle augmentent et lorsque le taux de croissance des deux espèces est faible (Figures 35, 36 & 38). Une légère asymétrie dans le coefficient de compétition sexuelle comme nous l'avons simulée peut modifier légèrement la position de la frontière parapatricque et la largeur de la zone de recouvrement (Figure 37).

Il est intéressant de noter que des irrégularités dans le gradient d'abondance sont apparues dans certains cas à la zone de contact entre les deux espèces, qui apparaissent sous forme de « pics ». Un exemple est montré à la figure 39A. Ces « pics » symbolisent une succession de sites avec la présence, puis l'absence, puis de nouveau la présence, et ainsi de suite. Ce phénomène ne concerne généralement que quelques sites (2 à 4 pics visibles). Nous avons constaté ces irrégularités d'abondance lorsque la diffusion était faible, pour les différentes valeurs du coefficient de compétition sexuelle et de celui pour les ressources (Figures 35-38).



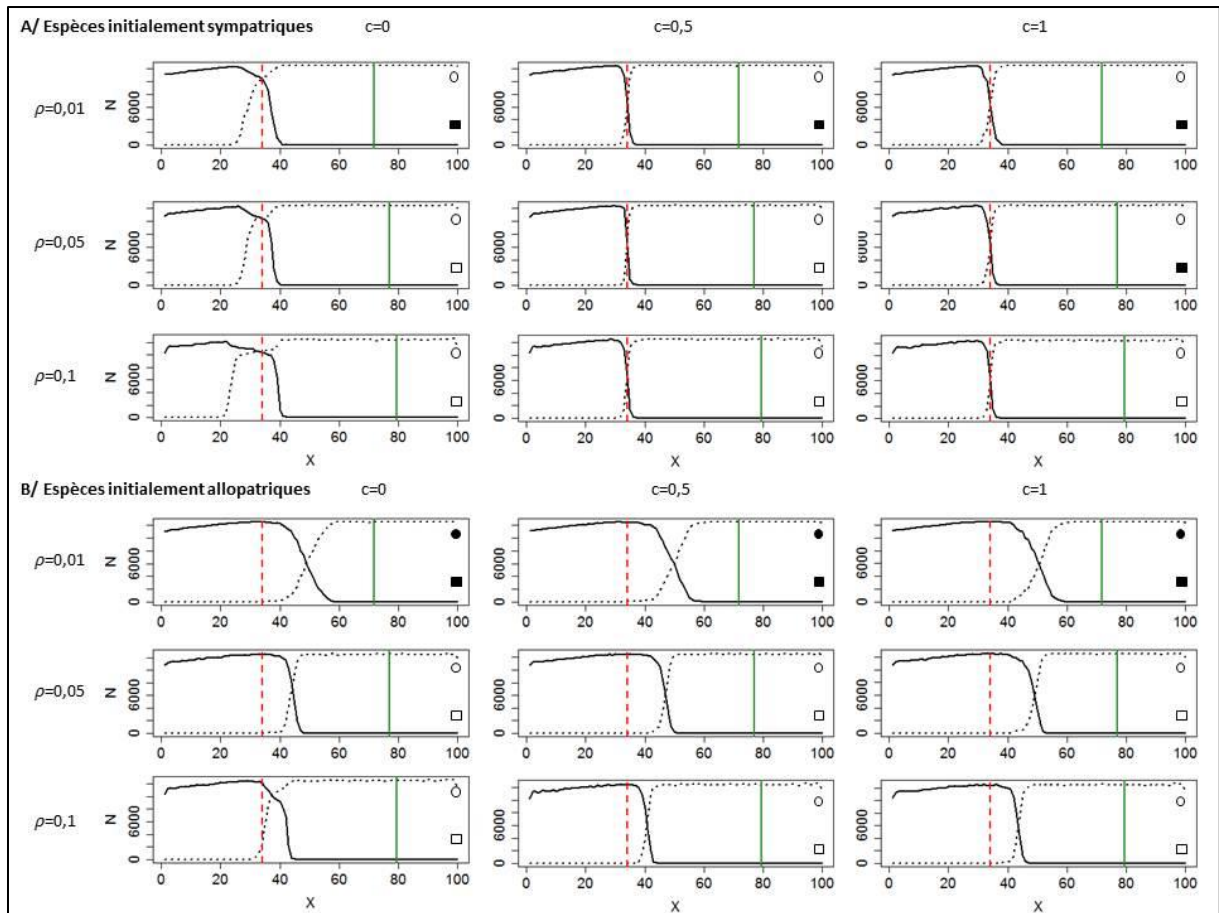


Figure 35: Pattern moyen de distribution à l'équilibre de l'abondance de deux espèces initialement A/sympatrique ou B/allopatrique en fonction du coefficient de dispersion ( $\theta$ ) et du coefficient de compétition ( $c$ ) en considérant un coefficient de compétition sexuel  $\beta_1=\beta_2=0.15$ . La ligne rouge en pointillé représente le site où  $\lambda_1/\lambda_2=1$ . La ligne verte représente le site à partir duquel le taux de croissance de l'espèce 1 est inférieur à 1 (limite de distribution). Gradient du taux de croissance  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  de la série V1 (cf texte) :  $\lambda_1$  varie entre 0 et 3, et  $\lambda_2=2$ . Variations du pattern d'abondance des espèces parmi les 100 simulations effectuées : Rond noir : existence d'hétérogénéité du gradient d'abondance des espèces à l'interface entre les deux populations (existence de « pics ») dans certaines simulations. Carré noir : forte variation de la position de la frontière parapatricque entre les simulations avec à chaque fois un faible recouvrement des deux distributions. Rond et carré blanc : faible variation de ces critères entre les simulations.

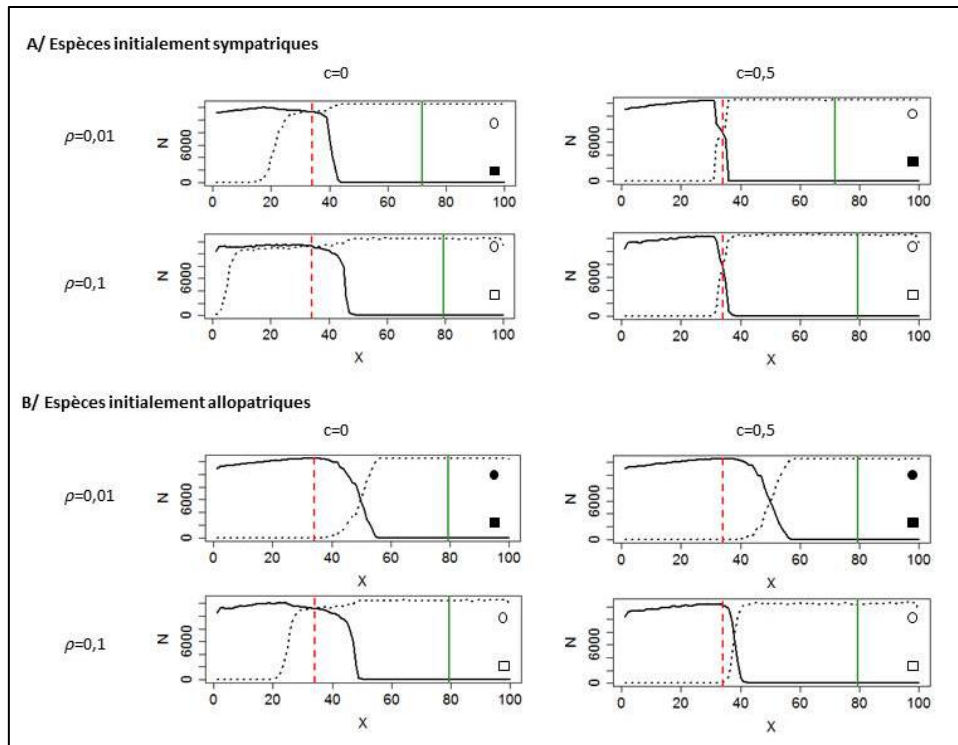


Figure 36: Pattern de distribution à l'équilibre de l'abondance de deux espèces initialement A/sympatrique ou B/allopatrique avec les paramètres similaires à la figure 4 mais en considérant un coefficient de compétition sexuel  $\beta_1=\beta_2=0,1$  (série V1)

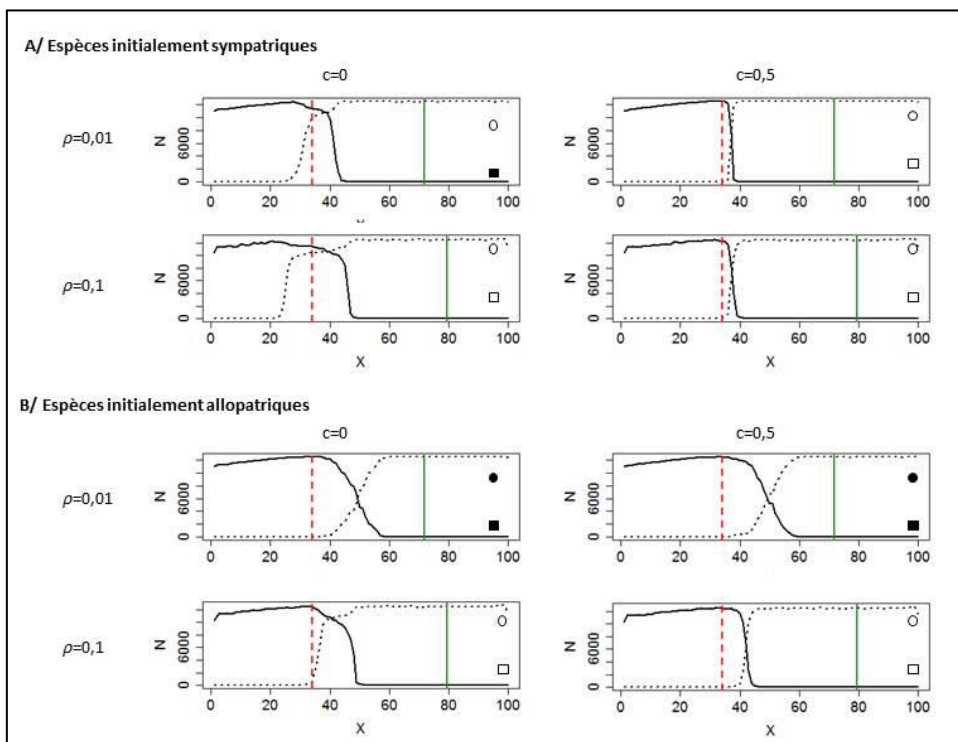


Figure 37: Pattern de distribution à l'équilibre de l'abondance de deux espèces initialement A/sympatrique ou B/allopatrique avec les paramètres similaires à la figure 4 mais en considérant un coefficient de compétition sexuel  $\beta_1=0.15$  et  $\beta_2=0.1$  (série V1)

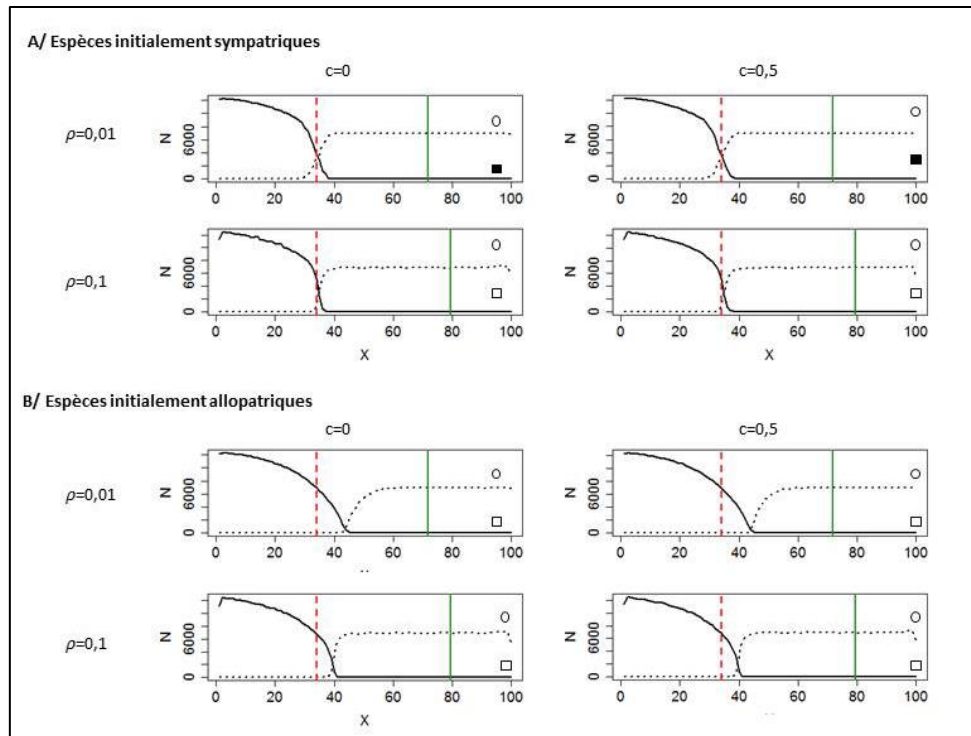


Figure 38: Pattern de distribution à l'équilibre de l'abondance de deux espèces initialement A/sympatrique ou B/allopatrique avec les paramètres similaires à la figure 4 mais en considérant un gradient du taux de croissance  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  de la série V2 (cf texte),  $\lambda_1$  varie entre 0 et 1.5, et  $\lambda_2=1.2$ .

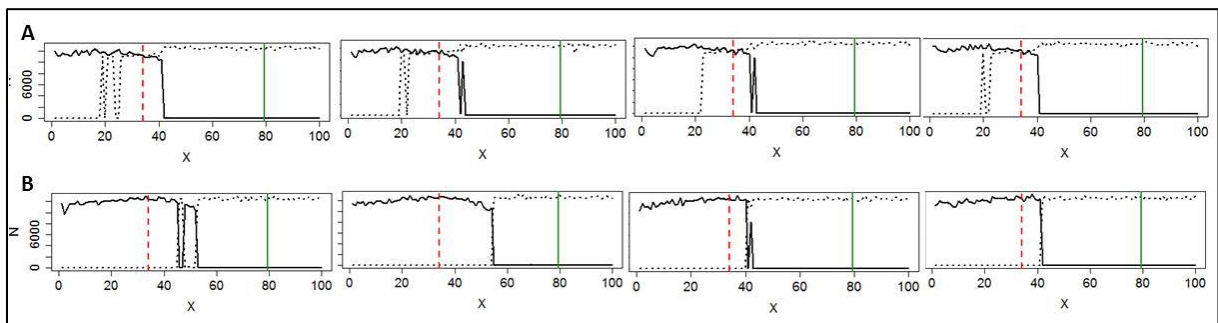


Figure 39: Variations du pattern d'abondance de deux espèces à l'équilibre suite à 4 simulations effectuées pour la même série de simulation avec les paramètres suivants, série (V1),  $c=0$ ,  $\rho=0.01$  ; en (A) : espèces initialement sympatriques,  $\beta_1 = \beta_2 = 0.1$ , en (B) espèces initialement allopatriques,  $\beta_1 = \beta_2 = 0.154$

**Tableau 12: Largeur moyenne et quantiles associées de la zone de recouvrement des distributions des deux espèces (en %) des 100 simulations réalisées des séries V1 et V2, en fonction du pattern initial d'abondance, des paramètres de compétition pour les ressources (c), de compétition sexuelle ( $\beta$ ), et de diffusion  $\rho$**

Séries	Pattern initial	$\rho$	c=0		c=0.5		c=1	
			Moy (%)	Q25-Q75	Moy (%)	Q25-Q75	Moy (%)	Q25-Q75
<b>V1</b> $\beta_1=\beta_2=0.154$	allopatrique	0.01	4	[1.5 - 8]	3.8	[0.5 - 7.5]	3.8	[1.5 - 7]
		0.05	11.7	[7.5 - 15]	9.9	[7 - 14]	9.5	[6 - 13]
		0.1	22	[17.5 - 26.5]	14.7	[11 - 19]	13.9	[10 - 18.5]
	sympatrique	0.01	13	[8.5 - 17]	3.6	[1-7]	3.8	[1-6]
		0.05	19.5	[15 - 25.5]	10.3	[7.5 - 13]	10	[6 -14]
		0.1	30	[26 - 34]	15	[11.5 - 20]	14	[10.5 - 19]
<b>V1</b> $\beta_1=\beta_2=0.1$	allopatrique	0.01	4	[1.5 - 8]	4.1	[1 - 8.5]	4	[1 - 8]
		0.05	20.6	[16 - 25]	8	[11.2 - 16]	10	[6 - 13.5]
		0.1	37.2	[32.5 - 41.5]	16.6	[13 -21.5]	14.7	[11 - 19]
	sympatrique	0.01	23.8	[19.5 - 28.5]	7.5	[5 - 10]	3.5	[1 - 7]
		0.05	34.6	[28.5 - 39.5]	13	[10-17]	10	[6-13]
		0.1	52.3	[50 - 55.5]	17.7	[14 -22]	14.3	[11 - 18]
<b>V2</b> $\beta_1=\beta_2=0.154$	allopatrique	0.01	2.7	[0.5 -5]	2.9	[1 -5]	2.9	[1 - 5.5]
		0.05	8.6	[5 -12]	8.58	[5.5 - 13]	8.5	[6 -11.5]
		0.1	12.5	[9 - 16]	12.4	[9 -16]	12.2	[9 -15]
	sympatrique	0.01	4.8	[1 - 9]	4.7	[2 - 8.5]	4.7	[2 -8]
		0.05	9	[5.5 - 12]	9.1	[5.5 - 13]	9.1	[6 - 12.5]
		0.1	13.1	[9 - 17.5]	12.8	[10 -17]	12.7	[8.5 - 17]

### 3. DISCUSSION

Ces résultats permettent d'illustrer à l'aide des simulations effectuées les caractéristiques du mécanisme de la compétition sexuelle associée ou non à une autre forme de compétition entre deux espèces.

Lorsqu'il y a compétition sexuelle entre les deux espèces associée ou non à une autre forme de compétition, le résultat de la compétition dépend toujours de l'abondance initiale des deux espèces, mais aussi des coefficients de compétition, et du taux de croissance densité-indépendants et interaction-indépendants. Il y a alors un seuil d'abondance que l'espèce invasive doit dépasser afin de réussir à s'établir même si elle a une plus grande fitness. Les graphiques des courbes d'isocline de croissance nulle des deux espèces (obtenus avec le modèle logistique en temps continu) permettent de visualiser ce seuil. Dans une dimension spatiale, l'espèce ayant la fitness la plus élevée arrive à déplacer l'autre si son taux d'immigration est suffisamment élevé. La frontière parapatricque se stabilise alors à proximité du ratio unitaire de fitness des deux espèces. Dans nos exemples, lorsque les coefficients de compétition (compétition sexuelle et de ressources) étaient identiques pour les deux espèces, la frontière parapatricque s'est stabilisée à proximité du ratio unitaire du taux de croissance densité-indépendant des deux espèces. Lorsqu'il existe une asymétrie de ces paramètres, la frontière s'est stabilise autour d'un nouveau ratio représentant probablement la fitness compétitivement équivalente entre les deux espèces (taux de croissance des deux espèces, et fitness dépendant des coefficients de compétition). De même, une asymétrie dans la dispersion des deux espèces pourrait changer la position de la frontière parapatricque. Néanmoins, dans le cas où les coefficients de compétition sont identiques pour les deux espèces, nos exemples montrent un petit décalage entre la position de la frontière parapatricque et le ratio unitaire de la fitness densité-indépendante et interaction-indépendante, et ce, seulement quand les espèces étaient initialement allopatriques. Ce décalage peut s'expliquer par la forme du gradient de fitness densité-indépendant que nous avons imposée dans nos simulations : une forme linéaire décroissante pour l'une et constante pour l'autre. Si on change la forme de ces gradients, la position de la frontière peut également changer (données non montrées). Ces résultats semblent indiquer que la forme du gradient environnemental des deux espèces peut ainsi jouer sur la position de la frontière parapatricque.

Lorsque la diffusion est faible, la frontière parapatricque peut se former loin de cette ligne d'équivalence compétitive entre les deux espèces, à conditions que la distribution historique des deux espèces soit une distribution allopatricque. La position de la frontière apparaît être assez variable dans ce cas, se situant dans une zone entre les sites où les espèces étaient initialement présentes, et cela, même lorsque le coefficient de compétition pour les ressources augmente.

La compétition sexuelle peut être suffisante à elle seule pour induire la parapatricque entre deux espèces sous certaines conditions (diffusion faible, coefficient de compétition sexuelle suffisamment

élevée, taux de croissance des espèces faible). Cependant la parapatrie apparaît moins fréquente que lorsqu'elle est associée à une autre forme de compétition entre les deux espèces. En effet les conditions permettant la coexistence des deux espèces sont plus nombreuses (écart du taux de croissance des deux espèces moins élevé, et pour des valeurs de taux de croissance plus faibles), et lorsque la diffusion augmente, le recouvrement des distributions devient plus important en comparaison de ce qu'il serait si la compétition sexuelle était associée à une autre forme de compétition. La largeur de cette zone de recouvrement augmente d'autant plus que le coefficient de compétition sexuelle est faible. Bien que nous n'ayons pas testé toutes les conditions, nos résultats semblent indiquer que lorsque la compétition sexuelle a un coefficient supérieur à 0,1 et est associée à une compétition interspécifique égale à la compétition intraspécifique (coefficient de compétition pour les ressources égal à 1), il n'y a pas de point d'équilibre avec coexistence des deux espèces. En revanche il y a parapatrie avec une zone de recouvrement due seulement à la migration des individus. Ces résultats indiquent également que le gradient de fitness à la zone de contact entre les deux espèces joue un rôle dans le maintien de la parapatrie. En effet, lorsque le taux de croissance des deux espèces est trop faible, les deux espèces ne peuvent coexister. Ainsi, si le taux de croissance de l'une ou l'autre des deux espèces diminue brusquement au niveau de la zone de contact, la largeur de recouvrement de leurs distributions se réduit et ce, même avec un faible coefficient de compétition sexuelle et en l'absence d'autres interactions compétitives.

Lorsque la diffusion est faible, le gradient d'abondance à la zone d'interface entre les deux espèces apparaît très variable, avec un pattern soit régulier, soit irrégulier en fonction des simulations. Un gradient irrégulier (avec une forme de pic) indiquent une alternance de sites avec présence puis absence d'une des deux espèces. Cela révèle l'existence d'une certaine stochasticité des événements à l'interface lorsque le nombre d'individus se dispersant est faible (et il y a probablement une faible abondance des individus nouvellement arrivés dans le site): parfois l'espèce arrive à s'établir dans le site et parfois non. Dans nos séries de simulations, ces événements sont apparus quel que soit la valeur des coefficients de compétition sexuelle et de ressources parmi celles testées. La manière dont nous avons modélisé la dispersion des tiques joue probablement sur l'apparition de cette variabilité. Nous avons en effet choisi une fonction exponentielle à puissance, ayant une distribution avec une longue queue, pouvant entraîner une dispersion par « sauts de sites » et non forcément en continue de proche en proche. Changer la forme de la fonction modélisant la dispersion induirait probablement une modification du pattern de distribution des deux espèces.

Pour *A. variegatum* et *A. hebraeum*, nos observations de terrain suggèrent l'existence d'une compétition sexuelle - avec un coefficient de compétition sexuelle entre 0,14 et 0,18 pour les deux espèces -, mais nous ignorons s'il existe une autre forme de compétition entre elles. La compétition sexuelle avec un tel coefficient pourrait être suffisante pour expliquer la parapatrie si la diffusion est

faible. Ceci est d'autant plus vrai si le gradient de fitness des deux espèces diminue brusquement, ou est faible au niveau de la zone de contact. Sous ces conditions et si les deux espèces sont allopatriques, la parapatricie peut même se situer dans une zone ne comportant pas de changement brusque des conditions environnementales qui modifieraient la fitness des deux espèces. Il est cependant très probable qu'il existe également une forme de compétition indirecte entre ces deux espèces, qui renforcerait la parapatricie, même lorsque la diffusion est importante. Ainsi la compétition sexuelle probablement associée à une compétition indirecte pourrait expliquer la distribution parapatricie observée en Afrique australe entre *A. variegatum* et *A. hebraeum*, avec un très faible recouvrement des deux espèces.

Alors qu'au Zimbabwe, la frontière parapatricie apparaît s'être stabilisée sur une isocline d'un gradient environnemental, cela ne semble pas être le cas au Mozambique. D'après ces modèles, la compétition sexuelle peut stabiliser la frontière parapatricie même en l'absence de gradient environnemental marqué, si la diffusion est suffisamment faible et si les deux espèces étaient à un moment donné allopatriques. La zone de contact au Mozambique est effectivement située dans une zone à faible densité d'hôtes et faible abondance des deux espèces, avec peu de mouvements des hôtes entre les populations de tiques et donc la dispersion des deux espèces y est probablement faible. Nos données de terrain confortent les résultats de ces modèles. A l'inverse, au Zimbabwe la densité des bovins est plus élevée dans cette zone de contact et a pu entraîner une plus forte dispersion des tiques entre les deux populations, déplaçant ainsi la frontière parapatricie sur une isocline environnementale située probablement à proximité d'une zone où les fitness intrinsèques des deux espèces sont quasiment équivalentes. Cependant des informations supplémentaires seraient nécessaires pour évaluer la dispersion des tiques entre les populations des deux espèces au niveau de cette zone de contact au Zimbabwe (répartition des hôtes, mouvements d'animaux, rôle de la faune sauvage) pour vérifier cette hypothèse.

## **DISCUSSION GENERALE**





Les résultats des différentes parties ont déjà été discutés dans les parties correspondantes. Nous reprenons ici les points essentiels, et discutons des applications possibles des résultats trouvés.

L'étude des facteurs qui régissent la distribution des tiques est essentielle pour comprendre l'épidémiologie des maladies qu'elles transmettent (ou favorisent dans certains cas), afin d'évaluer le risque épidémiologique existant dans un lieu donné ou d'appliquer des moyens de contrôle appropriés. Parmi ces facteurs, la compétition interspécifique est rarement prise en compte. Nous avons étudié son influence sur la distribution de deux espèces de tiques du même genre, présentes en Afrique australe, *A. variegatum* et *A. hebraeum*. En effet, leur distribution parapatrique dans cette région de l'Afrique laisse à penser qu'il existe une compétition exclusive entre elles. L'étude des données de la littérature a permis de mettre en évidence un degré de chevauchement important de leur niche trophique, environnementale, et temporelle – ce qui suggère que ces deux espèces pourraient être retrouvées au même endroit. Elle a permis de mettre en évidence également l'existence de mécanismes potentiels d'interaction entre espèces, par interférence communicative ou reproductive du fait de la similitude de leurs phéromones, ou par interaction indirecte via le partage de ressources ou de prédateurs ou pathogènes communs, selon le mécanisme régulant leur population.

La comparaison de la niche environnementale réalisée des deux espèces en Afrique australe suggère que leur distribution est influencée par des interactions biotiques. Nous avons observé sur le terrain un pourcentage relativement élevé de croisements interspécifiques suggérant l'existence d'une compétition sexuelle. Lorsqu'il y a compétition sexuelle entre deux espèces, les modèles théoriques de dynamique de population prédisent que l'espèce compétitivement dominante est déterminée en fonction de la fitness intrinsèque des deux espèces, de leur abondance initiale et des coefficients de compétition (compétition sexuelle et/ou interspécifique). Cela implique qu'une espèce invasive doit être suffisamment abondante pour exclure compétitivement une autre espèce, même si elle a une fitness supérieure. D'après ces modèles, les pourcentages de croisement interspécifique que l'on a observés sur le terrain peuvent expliquer une distribution parapatrique d'autant plus si ces croisements s'accompagnent d'une autre forme d'interaction indirecte (compétition pour les ressources ou compétition apparente). La position de la frontière parapatrique est déterminée par un gradient du ratio de fitness des deux espèces, lui-même déterminé par les conditions environnementales et le coefficient de compétition, de la distribution historique et de la dispersion des deux espèces. Lorsque cette dernière est suffisamment élevée, la position de la frontière parapatrique se stabilise à proximité d'une isocline environnementale correspondant à une « ligne d'équivalence compétitive », comme cela semble être le cas au Zimbabwe. Lorsque la diffusion est faible, il est possible de trouver une frontière parapatrique dans une zone sans un gradient environnemental marqué, comme cela semble être le cas au Mozambique, où la dispersion des deux espèces serait faible dû principalement à la faible abondance d'hôtes et des deux espèces de tiques, et du peu de mouvements entre les deux populations de tiques. La position de la frontière parapatrique ne semble pas avoir changé à l'est de la zone de

contact du Mozambique depuis les années 1950 (district de Govuro et Vilankulo), du moins à quelques centaines de kilomètres près, étant donné le manque de précision géographique des anciennes données. Dans la partie ouest de cette zone de contact, les anciennes données ne permettent pas d'établir si *A. hebraeum* y était présent. Cette apparente stabilité s'explique probablement par la répartition de la population bovine qui est restée sensiblement la même entre les deux périodes, bien que pendant la guerre civile le nombre de bovins ait beaucoup diminué. La dispersion des tiques lors du transport d'animaux vivants s'opère essentiellement du nord vers le sud et est contrôlée en partie par les traitements acaricides des animaux avant leur départ. Elle ne semble pas avoir été suffisante pour permettre l'installation d'*A. variegatum* dans la zone où nous avons prédit un environnement favorable. Cependant la limite de distribution des deux espèces pourrait changer si la densité des bovins augmentait et que leur distribution devenait plus homogène à la zone de contact, comme c'est déjà le cas depuis des dernières années. Ces changements pourraient entraîner des contacts fréquents entre les populations des deux espèces, et la frontière parapatricienne pourrait se déplacer vers le gradient environnemental plus au sud entraînant alors une expansion de l'aire de distribution d'*A. variegatum*. Au Zimbabwe où la frontière parapatricienne est située le long d'un gradient environnemental, un changement des conditions environnementales pourraient entraîner une modification locale de la distribution de ces deux espèces.

Un changement de distribution des deux espèces pourrait s'accompagner de l'introduction, la diffusion et la transmission de nouveaux pathogènes, ou de nouvelles souches de pathogènes, de même que d'un changement de capacité vectorielle des populations introduites dans un nouvel environnement. De nouvelles interactions entre une population vectrice, ses hôtes et les micro-organismes déjà présents ou nouvellement introduits peuvent entraîner l'émergence ou la ré-émergence de maladies dans une zone donnée. Cela pourrait induire l'apparition de cas cliniques aux conséquences économiques graves chez des animaux qui n'avaient jusque-là pas été exposés à ces pathogènes ou à ces souches de pathogènes. Ainsi, l'expansion d'*A. variegatum* dans une nouvelle région pourrait s'accompagner de foyers de dermatophilose d'autant plus importants que les animaux sont immunologiquement naïfs. Et l'arrivée d'une nouvelle espèce de tique pourrait s'accompagner de l'introduction de nouvelles souches d'*E. ruminantium* contre lesquelles les animaux ne sont pas nécessairement protégés.

Hormis quelques exemples, une compétition sexuelle entre deux espèces de tiques est rarement notée. Son rôle est suspecté dans le déplacement compétitif de *R. decoloratus* par *R. microplus*, bien que des croisements n'aient été observés qu'expérimentalement (Norval & Sutherst 1986); ou dans la formation d'une zone d'hybridation entre les distributions de *R. appendiculatus* et *R. zambeziensis* (Mtambo *et al.* 2007). Les espèces phylogénétiquement proches vivant en sympatrie ont le plus souvent développé des mécanismes d'isolation reproductive, basée notamment sur une bonne capacité de discrimination des phéromones émises par les individus, comme

cela a été démontré expérimentalement pour *Hyalomma dromedarii* et *H. anatolicum excavatum* (Khalil *et al.* 1983), et entre *Dermacentor andersoni* et *D. variabilis* (Allan *et al.* 1989, Sonenshine *et al.* 1991). Les phéromones émises par les tiques mâles apparaissent assez conservées parmi les différentes espèces, et la reconnaissance du partenaire sexuel se ferait par l'identification d'une différence de composition ou de concentration des constituants (Sonenshine 2006). A la différence de ces espèces, nos résultats semblent indiquer qu'*A. variegatum* et *A. hebraeum* ne discriminent pas totalement les phéromones émises par les deux espèces, conduisant à un pourcentage assez élevé de croisements interspécifiques (13-16%). Ce manque de discrimination peut s'expliquer en partie par la similitude de composition des deux phéromones, et le fait que ces composés pris isolément entraînent une réponse partielle d'attraction, d'agrégation et de fixation des individus des deux espèces (Norval *et al.* 1991a, 1991b, 1992c). Nos observations de terrain, confortent les données expérimentales (Rechav *et al.* 1982, Norval *et al.* 1991a, 1991b, 1992c), et indiquent une différence d'attraction-agrégation des femelles par les mâles hétérospécifiques, avec une plus forte attraction des femelles d'*A. hebraeum* par les mâles d'*A. variegatum* que les femelles d'*A. variegatum* par les mâles d'*A. hebraeum*. Malgré cela, nous avons observé un pourcentage comparable de couples hétérospécifiques dans les deux espèces. Ceci indique que la reconnaissance des phéromones lors du contact avec le partenaire sexuel est différente selon l'espèce. Le processus de reconnaissance des partenaires est en réalité peu connu chez ces espèces, et pourrait impliquer également les phéromones produites par les femelles. En effet, les femelles d'*A. hebraeum* émettent un composant, le benzaldéhyde (Price *et al.* 1994), qui semble diminuer la réponse d'agrégation et de fixation avec les mâles d'*A. variegatum* (Norval *et al.* 1991b, 1992c). Ceci pourrait être une piste à explorer pour expliquer le pourcentage similaire de couples hétérospécifiques que nous avons observé sur le terrain alors même que les femelles d'*A. hebraeum* sont plus attirées par les mâles d'*A. variegatum* que les femelles d'*A. variegatum* ne le sont par les mâles d'*A. hebraeum*. Une telle symétrie des effets interactifs de compétition n'est pas fréquent et des expériences complémentaires sont nécessaires pour explorer ce phénomène.

Le type de phéromones AAP retrouvé chez *A. hebraeum* et *A. variegatum* existe également chez un petit groupe d'espèces du genre *Amblyomma* : *A. lepidum*, *A. gemma*, *A. marmoreum* (espèces africaines), et *A. maculatum* (espèce américaine). Il est alors intéressant de noter que ces espèces sont rarement retrouvées ensemble au même endroit. *Amblyomma hebraeum* et *A. marmoreum* vivent en sympatrie en Afrique australe, mais les adultes n'ont pas les mêmes préférences d'hôtes, puisqu'*A. marmoreum* se nourrit préférentiellement sur les reptiles (tortues). En revanche *A. variegatum*, *A. lepidum* et *A. gemma* ont une distribution parapatricque en Afrique de l'Est (Tanzanie, Kenya, Soudan, Ethiopie) et les adultes de toutes ces espèces se nourrissent préférentiellement sur les bovins. Sur le terrain, ces trois espèces occupent des zones climatiques différentes : *A. variegatum* est retrouvé dans les zones humides, *A. lepidum* dans les zones semi-arides et *A. gemma* dans des zones encore plus arides (Walker & Olwage 1987). Cependant, il a été montré

expérimentalement qu'*A. lepidum* survit également très bien en condition humide, et sous les mêmes conditions qu'*A. variegatum* (Osman & Campbell 1978, Binni *et al.* 2010). Sur le terrain, Tatchell & Easton (1986) ont observé en Tanzanie (zone de Sukumaland) un déplacement de la frontière parapatricque de la distribution des deux espèces avec une expansion de l'aire de répartition d'*A. variegatum* associée à une réduction de celle d'*A. lepidum*. Cela peut indiquer l'existence d'une compétition exclusive entre *A. lepidum* et *A. variegatum*. Les mécanismes éventuels de cette compétition sont inconnus et la réponse des individus aux phéromones hétérospécifiques n'a pas été étudiée, cependant un mécanisme de compétition sexuelle similaire à celui observé entre *A. variegatum* et *A. hebraeum* peut être envisagé. Et similairement, la question d'une telle compétition entre *A. variegatum* et *A. gemma* peut être soulevée. Néanmoins, *A. variegatum* est plus souvent retrouvé dans les mêmes sites qu'*A. lepidum* et *A. gemma* que ce qui est constaté entre *A. variegatum* et *A. hebraeum* (plus grande zone de recouvrement). Ceci ne contredit pas l'hypothèse de compétition et cette différence pourrait s'expliquer par une hétérogénéité plus ou moins importante de l'environnement dans les zones concernées (environnement plus contrasté en Afrique de l'Est), une différence de dispersion des tiques par les bovins, ou une différence d'intensité de la compétition (degré d'isolement reproductif si compétition sexuelle).

Sur le continent américain, *A. variegatum* partage ce même type de phéromones AAAP avec *A. maculatum*. La similitude des préférences trophiques de ces deux espèces et de leurs phéromones laisse envisager la possibilité d'une compétition sexuelle si les individus des deux espèces étaient présents dans les mêmes zones. Elles occupent pour le moment des zones distinctes (*A. variegatum* présente dans les îles de la Caraïbe, *A. maculatum* dans la partie sud et centrale de l'Amérique du Nord et en Amérique Centrale), mais les populations pourraient entrer en contact lors de l'introduction d'hôtes infestés par les tiques (oiseaux ou bétail) dans ces zones. Il serait alors intéressant d'investiguer la composition des phéromones des mâles et des femelles d'*A. maculatum*, et d'étudier à l'aide d'extraits de phéromones la réponse interspécifique entre ces deux espèces, afin de mieux identifier l'analogie de ces phéromones. Si *A. variegatum* et *A. maculatum* peuvent effectivement former des couples hétérospécifiques, cela impliquerait qu'une introduction d'*A. variegatum* dans une zone où *A. maculatum* est présente ne peut être réussie que si la population de la première espèce est suffisamment abondante pour dépasser ce « seuil d'invasion » imposé par la compétition sexuelle avec *A. maculatum*. Le risque d'établissement d'*A. variegatum* dans la zone infestée par *A. maculatum* (dans la partie sud et centrale de l'Amérique du Nord et en Amérique Centrale au Vénézuéla et Colombie) serait alors limité. Une telle interaction semble moins envisageable avec les autres espèces d'*Amblyomma* infestant les ruminants et présentes sur le continent américain (*A. cajennense* et *A. americanum*), qui ne produisent pas ce même type de phéromones. Expérimentalement, très peu de croisements hétérospécifiques ont d'ailleurs été observés entre *A. maculatum* et *A. americanum* (Gladney & Hawkins 1973). Cependant on ne peut exclure une autre forme d'interaction entre *A. variegatum* et ces deux autres espèces (production d'une phéromone répulsive, ou compétition

indirecte via le partage de ressources, prédateurs ou pathogènes communs avec potentiellement une différence de sensibilité entre ces espèces). Savoir si les interactions compétitives avec les autres espèces d'*Amblyomma* peuvent ou non limiter les potentialités d'établissement d'*A. variegatum* sur le continent américain est une question d'intérêt puisque cette dernière représente une menace sérieuse pour le secteur de l'élevage. L'introduction de cette tique sur le continent américain serait associée à un risque d'introduction de la cowdriose et l'apparition de cas de dermatophilose, pouvant entraîner des mortalités importantes chez les animaux autochtones naïfs pour ces deux maladies.

En conclusion, nos résultats suggèrent l'existence d'une compétition entre *A. variegatum* et *A. hebraeum*, responsable en partie de leur distribution parapatrique en Afrique australe. Cette étude souligne l'importance des interactions biotiques comme déterminant de la distribution des espèces, y compris à une large échelle. La distribution des espèces que l'on observe actuellement est le résultat d'une compétition passée entre elles ayant abouti à une ségrégation des niches trophiques, spatiales ou temporelles. Un changement de l'environnement peut entraîner une modification de ces interactions dont l'impact sur la distribution des espèces peut être difficile à prévoir. La distribution parapatrique de deux espèces est dans ce cas intéressante à étudier pour mettre en évidence ces interactions potentielles. Dans notre étude, nous avons souligné le rôle de la compétition entre deux espèces, mais aussi celui de la dispersion sur la distribution observée, ce qui nous a permis d'émettre des hypothèses sur des changements éventuels à venir dans la distribution de ces deux espèces et les risques épidémiologiques associés. Une meilleure connaissance de ces facteurs biotiques influant la répartition des espèces de tiques peut permettre une meilleure prédiction de leurs zones potentielles d'établissement: soit par une meilleure prédiction de l'environnement favorable à leur établissement en intégrant ces facteurs biotiques dans les modèles de distribution ; soit par une meilleure prédiction du risque d'invasion d'une espèce dans un environnement favorable en tenant compte des interactions avec les espèces présentes.



## **BIBLIOGRAPHIE**





- Adakal, H., Stachurski, F., Konkobo, M., Zoungrana, S., Meyer, D.F., Pinarello, V., Aprelon, R., Marcelino, I., Alves, P.M., Martinez, D., Lefrancois, T. & Vachiéry, N. (2010) Efficiency of inactivated vaccines against heartwater in Burkina Faso: Impact of *Ehrlichia ruminantium* genetic diversity. *Vaccine*, **28**, 4573-4580.
- AfSIS (2012) AfSIS MODIS Data Sets: Enhanced Vegetation Index (EVI) Long Term and Monthly Averages. In: (ed. A.S.I. Service), Palisades, NY: Center for International Earth Science Information Network (CIESIN), Columbia University.
- AGRECO (2008) National Census of Wildlife in Mozambique. Final Report. Ministry of Agriculture. . In, Maputo, Mozambique.
- Allan, S., Phillips, J. & Sonenshine, D. (1989) Species recognition elicited by differences in composition of the genital sex pheromone in *Dermacentor variabilis* and *D. andersoni* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, **26**, 539.
- Allsopp, B.A. (2010) Natural history of *Ehrlichia ruminantium*. *Vet Parasitol*, **167**, 123-135.
- Amarasekare, P. (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecol Lett*, **6**, 1109-1122.
- Anderson, R.B., Scrimgeour, G.J. & Kaufman, W.R. (1998) Responses of the tick, *Amblyomma hebraeum* (Acari: Ixodidae), to carbon dioxide. *Experimental & applied acarology*, **22**, 667-681.
- Andrew, H. & Norval, R. (1989) The role of males of the bont tick (*Amblyomma hebraeum*) in the transmission of *Cowdria ruminantium* (heartwater). *Veterinary Parasitology*, **34**, 15-23.
- Anonymous (2004) Caribbean *Amblyomma* Programme. Report of the 11th Meeting of the *Amblyomma* Programme Council. In, Nevis.
- Arnold, R. & Travassos Santos Dias, J. (1983) Ticks and tick borne haemoparasites of sheep and goats; seasonal distribution in Mozambique. *World Animal Review*,
- Asselbergs, M. & Pereira, C.L. (1990) Damage by *Amblyomma hebraeum* in local (*Bos indicus*) cattle in Mozambique. *Livestock production and diseases in the tropics. Proc 6th Int Conf Inst Trop Vet Med, Wageningen* (ed by, pp. 358-360.
- Asselbergs, M., Jongejan, F., Langa, A., Neves, L. & Afonso, S. (1993) Antibodies to *Cowdria ruminantium* in Mozambican goats and cattle detected by immunofluorescence using endothelial cell culture antigen. *Tropical Animal Health and Production*, **25**, 144-150.
- Baker, M.K. & Ducasse, F. (1967) Tick infestation of livestock in Natal. I. The predilection sites and seasonal variations of cattle ticks. *Journal of the South African Veterinary Medical Association*, **38**, 447-453.
- Barre, N., Mauleon, H., Garris, G. & Kermarrec, A. (1991) Predators of the tick *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) in Guadeloupe, French West Indies. *Experimental and Applied Acarology*, **12**
- Barre, N., Camus, E., Fifi, J., Fourgeaud, P., Numa, G., Rose-Rosette, F. & Borel, H. (1996) Tropical bont tick eradication campaign in the French Antilles Current status. *Ann N Y Acad Sci*, **791**, 64-76.
- Barré, N. (1989) *Biologie et Ecologie de la Tique Amblyomma variegatum (Acarina: Ixodina) en Guadeloupe (Antilles Française)*. PhD thesis, Paris-Sud University, Orsay, France.
- Barré, N. & Uilenberg, G. (2010) Propagation de parasites transportés avec leurs hôtes: cas exemplaires de deux espèces de tiques du bétail. *Rev Sci Tech Off Int Epiz*, **29**, 135-147.
- Barré, N., Garris, G. & Lorvelec, O. (1997) Field sampling of the tick *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) on pastures in Guadeloupe; attraction of CO<sub>2</sub> and/or tick pheromones and conditions of use. *Exp Appl Acarol*, **21**, 95-108.
- Barré, N., Uilenberg, G., Morel, P. & Camus, E. (1987) Danger of introducing heartwater onto the American mainland: potential role of indigenous and exotic *Amblyomma* ticks. *Onderstepoort J Vet Res*, **54**, 405-417.
- Barré, N., Naves, M., Aprelon, R., Fargetton, M. & L'Hostis, M. (1998) Attractivity of cattle infested by *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) for conspecific adult ticks from the field in Guadeloupe. *Experimental & applied acarology*, **22**, 297-308.

- Barton, N.H. & Hewitt, G.M. (1985) Analysis of hybrid zones. *Annual review of Ecology and Systematics*, **16**, 113-148.
- Bekker, C.P., Vink, D., Pereira, C.M.L., Wapenaar, W., Langa, A. & Jongejan, F. (2001) Heartwater (Cowdria ruminantium Infection) as a Cause of Postrestocking Mortality of Goats in Mozambique. *Clinical and diagnostic laboratory immunology*, **8**, 843-846.
- Berkvens, D., Geysen, D., Chaka, G., Madder, M. & Brandt, J. (1998) A survey of the ixodid ticks parasitising cattle in the Eastern Province of Zambia. *Med Vet Entomol*, **12**, 234-240.
- Binni, E., Yagi, A. & Mohammed, A. (2010) The influence of temperature and humidity on oviposition and hatchability of Amblyomma lepidum (Donitz, 1808)(Acarina: Ixodidae) under laboratory conditions. *Veterinary Parasitology*, **170**, 344-347.
- Breiman, L. (2001) Random forests. *Machine learning*, **45**, 5-32.
- Bull, C. (1991) Ecology of parapatric distributions. *Annual review of Ecology and Systematics*, **22**, 19-36.
- Bull, C.M. & Burzacott, D. (2001) Temporal and spatial dynamics of a parapatric boundary between two Australian reptile ticks. *Mol Ecol*, **10**, 639-648.
- Burns, E.C. & Melancon, D.G. (1977) Effect of imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) invasion on lone star tick (Acarina: Ixodidae) populations. *Journal of Medical Entomology*, **14**, 247-249.
- Burt, F., Spencer, D., Leman, P., Patterson, B. & Swanepoel, R. (1996) Investigation of tick-borne viruses as pathogens of humans in South Africa and evidence of Dugbe virus infection in a patient with prolonged thrombocytopenia. *Epidemiology and infection*, **116**, 353-361.
- Camus, E., Barre, N., Martinez, D. & Uilenberg, G. (1996) *Heartwater (cowdriosis), a review*. Office International des Epizooties, 12 rue de Prony.
- CAP (2011) Censo Agropecuaria 2009-2010. In. INE, Maputo.
- CaribVET (2011) Report of the 2nd Tick and Tick borne diseases. <http://www.caribvet.net/en/meeting/ticks-and-tick-borne-diseases-working-group/2nd-tbds-wg-meeting#attachments>. In, St Vincent and the Grenadines.
- Case, T.J., Holt, R.D., McPeck, M.A. & Keitt, T.H. (2005) The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, **108**, 28-46.
- Centurion, C. & Klima, R. (1978) Ein Beitrag zur Kenntnis der Biologie von Amblyomma variegatum (Fabricius, 1794). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **87**, 131-142.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chatikobo, P., Choga, T., Ncube, C. & Muzenda-Mutambara, J. (2009) Bovine dermatophilosis, A re-emerging pandemic disease in Zimbabwe. *Tropical Animal Health and Production*, **41**, 1289-1297.
- Clarke, F.C. & Pretorius, E. (2005) A comparison of geometric morphometric analyses and cross-breeding as methods to determine relatedness in three Amblyomma species (Acari: Ixodidae). *International Journal of Acarology*, **31**, 393-405.
- Coetzer, J., Thomson, G. & Tustin, R. (1994) *Infectious diseases of livestock with special reference to Southern Africa: Volume 1*. Oxford University Press Southern Africa.
- Corn, J., Barré, N., Thiebot, B., Creekmore, T., Garris, G. & Nettles, V. (1993) Potential role of cattle egrets, Bubulcus ibis (Ciconiformes: Ardeidae), in the dissemination of Amblyomma variegatum (Acari: Ixodidae) in the eastern Caribbean. *J Med Entomol*, **30**, 1029-1037.
- Cumming, G.S. (1998) Host preference in African ticks (Acari: Ixodida): a quantitative data set. *Bulletin of Entomological Research*, **88**, 379-406.
- D'Alessandro, W., Humber, R. & Luz, C. (2012) Occurrence of pathogenic fungi to Amblyomma cajennense in a rural area of Central Brazil and their activities against vectors of Rocky Mountain spotted fever. *Veterinary Parasitology*,
- de Castro, J.J. (1997) Sustainable tick and tickborne disease control in livestock improvement in developing countries. *Vet Parasitol*, **71**, 77-97.

- De Matos, C., Siteo, C., Neves, L., Nothling, J.O. & Horak, I.G. (2009) The comparative prevalence of five ixodid tick species infesting cattle and goats in Maputo Province, Mozambique. *Onderstepoort J Vet Res*, **76**, 201-208.
- Deem, S., Norval, R., Donachie, P. & Mahan, S. (1996) Demonstration of vertical transmission of *Cowdria ruminantium*, the causative agent of heartwater, from cows to their calves. *Veterinary Parasitology*, **61**, 119-132.
- Diehl, P., Guerin, P., Vlimant, M. & Steullet, P. (1991) Biosynthesis, production site, and emission rates of aggregation-attachment pheromone in males of two *Amblyomma* ticks. *Journal of chemical ecology*, **17**
- Dionisio, A. (1986) Evolucao da producao pecuaria na Republica Popular de Mocambique com especial enfase para bovinos de corte. *Seminario de Producao Animal. Maputo (Mozambique). 2-7 Dec 1985.* (ed by.
- Dipeolu, O. & Ogunji, F. (1980) Studies on ticks of veterinary importance in Nigeria. II. Oviposition and eclosion patterns of *Amblyomma variegatum* Fabricius, 1974 in relationship to state of engorgement. *Bulletin of Animal Health and Production in Africa*, **28**, 260-280.
- Dipeolu, O.O. & Adeyafa, C.A.O. (1984) Studies on ticks of veterinary importance in Nigeria. VIII. Differences observed in the biology of ticks which fed on different domestic animal hosts. *Folia Parasitologica (Praha)*, **31**, 53-61.
- Donzé, G., McMahon, C. & Guerin, P.M. (2004) Rumen metabolites serve ticks to exploit large mammals. *Journal of experimental biology*, **207**, 4283-4289.
- Dossa, S., Kaaya, G., Essuman, S., Odulaja, A. & Assoku, R. (1996) Acquisition of resistance to the tick *Amblyomma variegatum* in Boran cattle, *Bos indicus* and the effects of *Trypanosoma congolense* and *Babesia bigemina* on host resistance. *Veterinary Parasitology*, **62**
- Dreyer, K., Fourie, L. & Kok, D. (1997) Predation of livestock ticks by chickens as a tick-control method in a resource-poor urban environment. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **64**, 43.
- Elbl, A. & Anastos, G. (1966) *Ixodid ticks (Acarina, Ixodidae) of Central Africa*. Musée royal de l'Afrique centrale.
- Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S. (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 330-342.
- Elton, C.S. (1927) *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Esemu, S.N., Besong, W.O., Ndip, R.N. & Ndip, L.M. (2013) Prevalence of *Ehrlichia ruminantium* in adult *Amblyomma variegatum* collected from cattle in Cameroon. *Experimental and Applied Acarology*, **59**, 377-387.
- Estrada-Peña, A., Pegram, R., Barré, N. & Venzal, J.M. (2007) Using invaded range data to model the climate suitability for *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) in the New World. *Experimental and Applied Acarology*, **41**, 203-214.
- Faburay, B., Geysen, D., Munstermann, S., Taoufik, A., Postigo, M. & Jongejan, F. (2007) Molecular detection of *Ehrlichia ruminantium* infection in *Amblyomma variegatum* ticks in The Gambia. *Experimental and Applied Acarology*, **42**, 61-74.
- Farougou, S., Adakal, H., Biguezoton, A. & Boko, C. (2012) Prévalence de l'infection d'*Amblyomma variegatum* par *Ehrlichia ruminantium* dans les élevages extensifs du Bénin. *Revue de Medecine Veterinaire*, **163**, 261.
- Fiedler, O. (1969) *The occurrence of an acaricidal micro-organism in South African ticks. In The biology and control of ticks in southern Africa*. Whitehead, Rhodes University Grahamstown.
- Fielden, L.J. & Rechav, Y. (1996) Survival of six species of African ticks in relation to saturation deficits. *Experimental & applied acarology*, **20**, 625-637.
- Frisch, J. (1999) Towards a permanent solution for controlling cattle ticks. *Int J Parasitol*, **29**, 57-71.
- Gaston, K.J. (2003) *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press.
- Gause, G.F. (1936) *The struggle for existence*. Baltimore: Williams and Wilkins. .
- Gersabeck, E.F. (1994) The tropical bont tick in the Western Hemisphere. In *Comprehensive reports on technical items presented to the International Committee*. In, pp. 121-132, Paris.

- Gimonneau, G., Bouyer, J., Morand, S., Besansky, N.J., Diabate, A. & Simard, F. (2010) A behavioral mechanism underlying ecological divergence in the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *Behavioral Ecology*, **21**, 1087-1092.
- Gladney, W.J. & Dawkins, C.C. (1973) Experimental interspecific mating of *Amblyomma maculatum* and *A. americanum*. *Annals of the Entomological Society of America*, **66**, 1093-1097.
- Gray, J., Dautel, H., Estrada-Peña, A., Kahl, O. & Lindgren, E. (2009) Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe. *Interdisciplinary perspectives on infectious diseases*, **2009**
- Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 427-433.
- Gröning, J. & Hochkirch, A. (2008) Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology*, **83**, 257-282.
- Hadrill, D. & Walker, A. (1994) Effect of acaricide control of *Amblyomma variegatum* ticks on bovine dermatophilosis on Nevis. *Tropical Animal Health and Production*, **26**, 28-34.
- Haffer, J. (1986) Superspecies and species limits in vertebrates. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **24**, 169-190.
- Harris, W. & Burns, E. (1972) Predation on the lone star tick by the imported fire ant. *Environmental Entomology*, **1**, 362-365.
- Heller-Haupt, A., Varma, M.R. & Langi, A.O. (1981) Acquired resistance to ixodid ticks in laboratory animals. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, **75**, 147-8.
- Heller-Haupt, A., Kagaruki, L.K. & Varma, M.G. (1996) Resistance and cross-resistance in rabbits to adults of three species of African ticks (Acari: Ixodidae). *Exp Appl Acarol*, **20**, 155-65.
- Heller-Haupt, A., Varma, R., Rechav, Y., Langi, A. & Trider, P. (1987) Immunization of laboratory animals against the tick *Amblyomma variegatum* using homogenates from unfed larval ticks. *Medical Science Research*, **15**, 1371-1372.
- Herrmann, C. & Gern, L. (2013) Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) nymphs under cold conditions is negatively influenced by frequent temperature variations. *Ticks and tick-borne diseases*, **4**, 445-451.
- Hewetson, R.W. (1972) The inheritance of resistance by cattle to cattle tick. *Australian Veterinary Journal*, **48**, 299-303.
- Hoogstraal, H. (1973) Viruses and ticks. In: North-Holland. Amsterdam
- Hoogstraal, H. (1979) The epidemiology of tick-borne Crimean-Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe, and Africa. *J Med Entomol*, **15**, 307-417.
- Horak, I. & Fourie, L. (1991) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XXIX. Ixodid ticks on hares in the Cape Province and on hares and red rock rabbits in the Orange Free State. *The Onderstepoort journal of veterinary research*, **58**, 261-270.
- Horak, I., Spickett, A., Braack, L. & Williams, E. (1991) Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XXVII. Ticks on helmeted guineafowls in the eastern Cape Province and eastern Transvaal Lowveld. *The Onderstepoort journal of veterinary research*, **58**, 137-143.
- Horak, I.G., Golezardy, H. & Uys, A. (2007) Ticks associated with the three largest wild ruminant species in southern Africa. *Onderstepoort J Vet Res*, **74**, 231-242.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.
- Jongejan, F. & Uilenberg, G. (2004) The global importance of ticks. *Parasitology*, **129**, S3-S14.
- Jordaan, J. & Baker, J. (1981) Survival rate on the host and mating capacity of *Amblyomma hebraeum* (Koch) male ticks. *Tick biology and control: proceedings of an International Conference January 27-29, 1981/edited by GB Whitehead and JD Gibson* (ed by.
- Kaaya, G., Mwangi, E. & Ouna, E. (1996) Prospects for biological control of livestock ticks, *Rhipicephalus appendiculatus* and *Amblyomma variegatum*, using the entomogenous fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae*. *Journal of invertebrate pathology*, **67**, 15-20.
- Kaaya, G.P., Samish, M. & Glazer, I. (2000) Laboratory evaluation of pathogenicity of entomogenous nematodes to African tick species. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **916**, 303-308.

- Kaiser, M., Sutherst, R. & Bourne, A. (1982) Relationship between ticks and zebu cattle in southern Uganda. *Tropical Animal Health and Production*, **14**, 63-74.
- Kalsbeek, V., Frandsen, F. & Steenberg, T. (1995) Entomopathogenic fungi associated with *Ixodes ricinus* ticks. *Experimental & applied acarology*, **19**, 45-51.
- Khalil, G.M., Sonenshine, D.E., Sallam, O.A. & Homsher, P.J. (1983) Mating regulation and reproductive isolation in the ticks *Hyalomma dromedarii* and *H. anatolicum excavatum* (Acari: Ixodoidea: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, **20**, 136-145.
- Kuno, E. (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Researches on Population Ecology*, **34**, 275-284.
- Latif, A., Newson, R. & Dhadialla, T. (1988) Feeding performance of *Amblyomma variegatum* (Acarina: Ixodidae) fed repeatedly on rabbits. *Experimental & applied acarology*, **5**, 83-92.
- Lefèvre, P.C. & Gourreau, J.M. (2010) Lumpy skin disease. *Infectious and Parasitic Diseases of Livestock* (ed. by P.C. Lefèvre, Blancou, J., Chermette, R., Uilenberg, G. ), pp. 393-407. Lavoisier, Paris.
- Léger, E., Vourc'h, G., Vial, L., Chevillon, C. & McCoy, K.D. (2013) Changing distributions of ticks: causes and consequences. *Experimental and Applied Acarology*, **59**, 219-244.
- Lloyd, C. & Walker, A. (1993) The systemic effect of adult and immature *Amblyomma variegatum* ticks on the pathogenesis of dermatophilosis. *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux*, **46**, 313.
- Lubinga, J., Tuppurainen, E., Stoltz, W., Ebersohn, K., Coetzer, J. & Venter, E. (2013) Detection of lumpy skin disease virus in saliva of ticks fed on lumpy skin disease virus-infected cattle. *Experimental and Applied Acarology*, **61**, 129-138.
- Lynen, G., Zeman, P., Bakuname, C., Giulio, G., Mtui, P., Sanka, P. & Jongejan, F. (2007) Cattle ticks of the genera *Rhipicephalus* and *Amblyomma* of economic importance in Tanzania: distribution assessed with GIS based on an extensive field survey. *Experimental and Applied Acarology*, **43**, 303-319.
- MacIvor, K. & Horak, I. (1987) Foot abscess in goats in relation to the seasonal abundance of adult *Amblyomma hebraeum* and adult *Rhipicephalus glabroscutatum* (Acari: Ixodidae). *Journal of the South African Veterinary Association*, **58**, 113-118.
- MacLeod, J. & Mwanaumo, B. (1978) Ecological studies of ixodid ticks (Acari: Ixodidae) in Zambia. IV. Some anomalous infestation patterns in the northern and eastern regions. *Bulletin of Entomological Research*, **68**, 409-429.
- MacLeod, J., Colbo, M., Madbouly, M. & Mwanaumo, B. (1977) Ecological studies of ixodid ticks (Acari: Ixodidae) in Zambia. III. Seasonal activity and attachment sites on cattle, with notes on other hosts. *Bulletin of Entomological Research*, **67**, 163-173.
- Madder, M., Thys, E., Geysen, D., Baudoux, C. & Horak, I. (2007) *Boophilus microplus* ticks found in West Africa. *Experimental and Applied Acarology*, **43**, 233-234.
- Madder, M., Thys, E., Achi, L., Touré, A. & De Deken, R. (2011) *Rhipicephalus* (*Boophilus*) *microplus*: a most successful invasive tick species in West-Africa. *Experimental and Applied Acarology*, **53**, 139-145.
- Madder, M., Adehan, S., De Deken, R., Adehan, R. & Lokossou, R. (2012) New foci of *Rhipicephalus microplus* in West Africa. *Experimental and Applied Acarology*, **56**, 385-390.
- Mahan, S.M., Peter, T. F., Semu, S. M., Simbi, B. H., Norval, R. A. I., & Barbet, A. F. (1995) Laboratory reared *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* ticks differ in their susceptibility to infection with *Cowdria ruminantium*. *Epidemiology and infection*, **115**, 345-353.
- Maranga, R., Hassanali, A., Kaaya, G. & Mueke, J. (2003) Attraction of *Amblyomma variegatum* (ticks) to the attraction-aggregation-attachment-pheromone with or without carbon dioxide. *Experimental & applied acarology*, **29**, 121-130.
- Martinez, D., Barre, N., Mari, B. & Vidalenc, T. (1992) Studies of the Role of *Amblyomma variegatum* in the Transmission of *Dermatophilus congolensis*. *Tick Vector Biology*, pp. 87-99. Springer Berlin Heidelberg.

- Mauleon, H., Barre, N. & Panoma, S. (1993) Pathogenicity of 17 isolates of entomophagous nematodes (Steinernematidae and Heterorhabditidae) for the ticks *Amblyomma variegatum* (Fabricius), *Boophilus microplus* (Canestrini) and *Boophilus annulatus* (Say). *Experimental & applied acarology*, **17**, 831-838.
- Mavedzenge, B., Mahenehene, J., Murimbarimba, F., Scoones, I., Wolmer, W. & Hotel, C. (2006) Changes in the livestock sector in Zimbabwe following land reform: the case of Masvingo province. *Institute for Development Studies, Brighton*, available from: [http://www. ids. ac. uk/index. cfm](http://www.ids.ac.uk/index.cfm),
- McMahon, C. & Guerin, P.M. (2000) Responses of the tropical bont tick, *Amblyomma variegatum* (Fabricius), to its aggregation-attachment pheromone presented in an air stream on a servosphere. *Journal of Comparative Physiology A*, **186**, 95-103.
- McMahon, C., Guerin, P. & Syed, Z. (2001) 1-Octen-3-ol isolated from bont ticks attracts *Amblyomma variegatum*. *Journal of chemical ecology*, **27**, 471-486.
- Mekonnen, S., Bryson, N., Fourie, L., Peter, R., Spickett, A.M., Taylor, R., Strydom, T. & Horak, I.G. (2002) Acaricide resistance profiles of single-and multi-host ticks from communal and commercial farming areas in the Eastern Cape and North-West Provinces of South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, **69**, 43.
- Meltzer, M. (1996) A possible explanation of the apparent breed-related resistance in cattle to bont tick (*Amblyomma hebraeum*) infestations. *Veterinary Parasitology*, **67**, 275-279.
- Molia, S., Frebling, M., Vachiéry, N., Pinarello, V.r., Petitclerc, M., Rousteau, A., Martinez, D. & Lefrançois, T. (2008) *Amblyomma variegatum* in cattle in Marie Galante, French Antilles: Prevalence, control measures, and infection by *Ehrlichia ruminantium*. *Veterinary Parasitology*, **2008**
- Morel, P.C. (1981) Maladies à tiques du bétail en Afrique. *Précis de Parasitologie Vétérinaire Tropicale*. (ed. by P. Troncy, J. Itard and P.C. Morel), pp. 472-704. IEMVT, Malsons-Alfort
- Mtambo, J., Madder, M., Van Bortel, W., Berkvens, D. & Backeljau, T. (2007) *Rhipicephalus appendiculatus* and *R. zambeziensis* (Acari: Ixodidae) from Zambia: a molecular reassessment of their species status and identification. *Experimental and Applied Acarology*, **41**, 115-128.
- Mwangi, E., Newson, R. & Kaaya, G. (1991) Predation of free-living engorged female *Rhipicephalus appendiculatus*. *Experimental and Applied Acarology*, **12**
- Mwangi, E., Kaaya, G., Essuman, S. & Kimondo, M. (1994) Parasitism of *Amblyomma variegatum* by a hymenopteran parasitoid in the laboratory, and some aspects of its basic biology. *Biological control: theory and applications in pest management*, **4**
- Mwase, E., Pegram, R.G. & Varma, M.G. (1991) The development and survival of *Amblyomma variegatum* Fabricius (Acari:Ixodidae) under quasi-naturel conditions in Zambia. *Modern acarology. Volume I. Proceedings of the VIII International Congress of Acarology, held in České Budějovice, Czechoslovakia, 6-11 August 1990*. (ed by, pp. 239-244.
- Needham, G.R. & Teel, P.D. (1991) Off-host physiological ecology of ixodid ticks. *Annual Review of Entomology*, **36**, 659-681.
- Norval, R. (1974) The life cycle of *Amblyomma hebraeum* Koch, 1844 (Acarina: Ixodidae). *J Entomol Soc South Afr*, **37**, 357-367.
- Norval, R. (1977) Studies on the ecology of the tick *Amblyomma hebraeum* Koch in the Eastern Cape Province of South Africa. II. Survival and development. *J Parasitol*, 740-747.
- Norval, R. (1978) Repeated feeding of *Amblyomma hebraeum* (Acarina: Ixodidae) immatures on laboratory hosts. Host effects on tick yield, engorged weight and engorgement period. *The Journal of parasitology*, 910-917.
- Norval, R. (1983) The ticks of Zimbabwe. VII. The genus *Amblyomma*. *Zimbabwe Veterinary Journal*, **14**, 3, 6-18.
- Norval, R. (1986) *Amblyomma variegatum* and acute bovine dermatophilosis. *Parasitology today (Personal ed.)*, **2**, 23.
- Norval, R. (1992) Host susceptibility to infestation with *Amblyomma hebraeum*. *International Journal of Tropical Insect Science*, **13**, 489-494.

- Norval, R. & Rechav, Y. (1979) An assembly pheromone and its perception in the tick *Amblyomma variegatum* (Acarina: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, **16**, 507-511.
- Norval, R. & Lawrence, J. (1979) The control of heartwater in Zimbabwe Rhodesia. *Zimbabwe Rhodesia agricultural journal*, **76**, 161-165.
- Norval, R. & Short, N. (1984) Interspecific competition between *Boophilus decoloratus* and *Boophilus microplus* in southern Africa. *Acarology VI/editors, DA Griffiths and CE Bowman*,
- Norval, R. & Sutherst, R. (1986) Assortative mating between *Boophilus decoloratus* and *Boophilus microplus* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, **23**, 459-460.
- Norval, R., Yunker, C. & Butler, J. (1987) Field sampling of unfed adults of *Amblyomma hebraeum* Koch. *Experimental & applied acarology*, **3**, 213-217.
- Norval, R., Floyd, R. & Kerr, J. (1988a) Ability of adults of *Amblyomma hebraeum* (Acarina: Ixodidae) to feed repeatedly on sheep and cattle. *Veterinary Parasitology*, **29**, 351.
- Norval, R., Butler, J. & Yunker, C. (1989a) Use of carbon dioxide and natural or synthetic aggregation-attachment pheromone of the bont tick, *Amblyomma hebraeum*, to attract and trap unfed adults in the field. *Exp Appl Acarol*, **7**, 171-180.
- Norval, R., Peter, T. & Meltzer, M. (1992a) Comparison of the attachment rates of males of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* to cattle, sheep and rabbits in the absence of aggregation-attachment pheromone. *Experimental & applied acarology*, **15**, 145-152.
- Norval, R., Peter, T. & Meltzer, M. (1992b) A comparison of the attraction of nymphs and adults of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* to carbon dioxide and the male-produced aggregation-attachment pheromone. *Experimental and Applied Acarology*, **13**
- Norval, R., Yunker, C., Gibson, J. & Deem, S. (1988b) Field sampling of unfed nymphs of *Amblyomma hebraeum*. *Experimental & applied acarology*, **4**, 173-177.
- Norval, R., Barrett, J., Perry, B. & Mukhebi, A. (1992c) Economics, epidemiology and ecology: a multidisciplinary approach to the planning and appraisal of tick and tick-borne disease control in Southern Africa. *Tick Vector Biology*, pp. 35-54. Springer.
- Norval, R., Andrew, H., Yunker, C. & Burrridge, M. (1992d) Biological processes in the epidemiology of heartwater. *Tick Vector Biology*, pp. 71-86. Springer.
- Norval, R., Peter, T., Sonenshine, D. & Burrridge, M. (1992e) Responses of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* to known or potential components of the aggregation-attachment pheromone. III. Aggregation. *Exp Appl Acarol*, **16**, 237-245.
- Norval, R., Sutherst, R., Jorgensen, O., Gibson, J. & Kerr, J. (1989b) The effect of the bont tick (*Amblyomma hebraeum*) on the weight gain of Africander steers. *Veterinary Parasitology*, **33**, 329-341.
- Norval, R., Peter, T., Yunker, C., Sonenshine, D. & Burrridge, M. (1991a) Responses of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* to known or potential components of the aggregation-attachment pheromone. I. Long-range attraction. *Exp Appl Acarol*, **13**, 11-18.
- Norval, R., Perry, B., Meltzer, M., Kruska, R. & Booth, T. (1994) Factors affecting the distributions of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* in Zimbabwe: implications of reduced acaricide usage. *Exp Appl Acarol*, **18**, 383-407.
- Norval, R.A.I., Peter, T., Yunker, C.E., Sonenshine, D.E. & Burrridge, M.J. (1991b) Responses of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* to known or potential components of the aggregation-attachment pheromone. II. Attachment stimulation. *Exp Appl Acarol*, **13**, 19-26.
- Nyangiwe, N. & Horak, I.G. (2007) Goats as alternative hosts of cattle ticks. *Onderstepoort J Vet Res*, **74**, 1-7.
- Nyangiwe, N., Harrison, A. & Horak, I. (2013) Displacement of *Rhipicephalus decoloratus* by *Rhipicephalus microplus* (Acari: Ixodidae) in the Eastern Cape Province, South Africa. *Experimental and Applied Acarology*, 1-12.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. (2013) *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.



- Osman, A. & Campbell, J. (1978) The effect of orcadian alternation between high and low humidities of some ticks of the genus *Amblyomma* *Tick-borne diseases and their vectors: proceedings of an international conference held in Edinburgh from the 27th September to the 1st October, 1976* (ed by, p. 33.
- Otte, M. & Chilonda, P. (2002) Cattle and small ruminant production systems in sub-Saharan Africa: A systematic review. *FAO: Rome*,
- Paine, G.D. (1982) Ticks (Acari: Ixodoidea) in Botswana. *Bulletin of Entomological Research*, **72**, 1-16.
- Parola, P., Paddock, C.D. & Raoult, D. (2005) Tick-borne rickettsioses around the world: emerging diseases challenging old concepts. *Clinical Microbiology Reviews*, **18**, 719-756.
- Parola, P., Inokuma, H., Camicas, J., Brouqui, P. & Raoult, D. (2001) Detection and identification of spotted fever group Rickettsiae and Ehrlichiae in African ticks. *Emerging infectious diseases*, **7**, 1014.
- Pavis, C., Mauleon, H., Barre, N. & Maibeche, M. (1994) Dermal gland secretions of tropical bont tick, *Amblyomma variegatum* (Acarina: Ixodidae): Biological activity on predators and pathogens. *Journal of chemical ecology*, **20**, 1495-1503.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371.
- Pegram, R. & Oosterwijk, G. (1990) The effect of *Amblyomma variegatum* on liveweight gain of cattle in Zambia. *Medical and Veterinary Entomology*, **4**, 327-330.
- Pegram, R. & Banda, D. (1990) Ecology and phenology of cattle ticks in Zambia: development and survival of free-living stages. *Experimental & applied acarology*, **8**, 291-301.
- Pegram, R., Mwase, E., Zivkovic, D. & Jongejan, F. (1988) Morphogenetic diapause in *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae). *Medical and Veterinary Entomology*, **2**, 301-307.
- Pegram, R., Indar, L., Eddi, C. & George, J. (2004) The Caribbean *Amblyomma* Program: some ecologic factors affecting its success. *Ann N Y Acad Sci*, **1026**, 302-311.
- Pegram, R., Castro, J.d., Wilson, D., Jongejan, F., Goff, W. & Camus, E. (1998) The CARICOM/FAO/IICA Caribbean *Amblyomma* Program. *Tropical veterinary medicine: molecular epidemiology, hemoparasites and their vectors, and general topics*. (ed by, pp. 343-348.
- Pegram, R.G., Gersabeck, E.F., Wilson, D. & Hansen, J.W. (2002) Eradication of the Tropical Bont Tick in the Caribbean. *Ann N Y Acad Sci*, **969**, 297-305.
- Peter, T., Perry, B., O'Callaghan, C., Medley, G., Mlambo, G., Barbet, A. & Mahan, S. (1999) Prevalence of *Cowdria ruminantium* infection in *Amblyomma hebraeum* ticks from heartwater-endemic areas of Zimbabwe. *Epidemiology and infection*, **123**, 309-316.
- Peter, T.F., Perry, B.D., O'Callaghan, C.J., Medley, G.F., Shumba, W., Madzima, W., Burrridge, M.J. & Mahan, S.M. (1998) Distributions of the vectors of heartwater, *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae), in Zimbabwe. *Exp Appl Acarol*, **22**, 725-40.
- Petney, T. & Kok, O. (1993) Birds as predators of ticks (Ixodoidea) in South Africa. *Experimental & applied acarology*, **17**, 393-403.
- Petney, T.N., Horak, I.G. & Rechav, Y. (1987) The ecology of the African vectors of heartwater, with particular reference to *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum*. *Onderstepoort J Vet Res*, **54**, 381-95.
- Price Jr, T.L., Sonenshine, D.E., Norval, R.A.I., Yunker, C.E. & Burrridge, M.J. (1994) Pheromonal composition of two species of African *Amblyomma* ticks: similarities, differences and possible species specific components. *Experimental & applied acarology*, **18**, 37-50.
- Randolph, S. (2008a) The impact of tick ecology on pathogen transmission dynamics. *Ticks: biology, disease and control* (ed. by A. Bowman and P. Nuttall), pp. 40-72. Cambridge University Press.
- Randolph, S. (2008b) Tick-borne disease systems. *Review of science and technology off. Epiz*, **27**, 00-00.

- Randolph, S.E. (1994) Population dynamics and density-dependent seasonal mortality indices of the tick *Rhipicephalus appendiculatus* in eastern and southern Africa. *Medical and Veterinary Entomology*, **8**, 351-368.
- Randolph, S.E. (1997) Abiotic and biotic determinants of the seasonal dynamics of the tick *Rhipicephalus appendiculatus* in South Africa. *Medical and Veterinary Entomology*, **11**, 25-37.
- Rechav, Y. (1979) Migration and dispersal patterns of three african ticks (Acari: Ixodidae) under field conditions. *Journal of Medical Entomology*, **16**, 150-163.
- Rechav, Y. (1982) Dynamics of tick populations (Acari: Ixodidae) in the eastern Cape Province of South Africa. *Journal of Medical Entomology*, **19**, 679-700.
- Rechav, Y. (1987) Resistance of Brahman and Hereford cattle to African ticks with reference to serum gamma globulin levels and blood composition. *Experimental and Applied Acarology*, **3**, 219-232.
- Rechav, Y., Norval, R.A.I. & Oliver, J.H. (1982) Interspecific mating of *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae). *J Med Entomol*, **19**, 139-142.
- Rechav, Y., Heller-Haupt, A. & Varma, M. (1989) Resistance and cross-resistance in guinea-pigs and rabbits to immature stages of ixodid ticks. *Medical and Veterinary Entomology*, **3**, 333-336.
- Rechav, Y., Dauth, J. & Els, D.A. (1990) Resistance of Brahman and Simmentaler cattle to southern African ticks. *Onderstepoort Journal of veterinary Research*, **57**, 7-12.
- Rechav, Y., Parolis, H., Whitehead, G. & Knight, M. (1977) Evidence for an assembly pheromone (s) produced by males of the bont tick, *Amblyomma hebraeum* (Acarina: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, **14**, 71-78.
- Ribeiro, J. & Spielman, A. (1986) The satyr effect: a model predicting parapathy and species extinction. *American Naturalist*, 513-528.
- Riek, R.F. (1962) Studies on the reactions of animals to infestation with ticks. VI: Resistance of cattle to infestation with the tick *Boophilus microplus*. *Australian Journal of agricultural Research*, **13**, 532-550.
- Samish, M. & Rehacek, J. (1999) Pathogens and predators of ticks and their potential in biological control. *Annual Review of Entomology*, **44**, 159-182.
- Samish, M. & Alekseev, E. (2001) Arthropods as predators of ticks (Ixodoidea). *Journal of Medical Entomology*, **38**, 1-11.
- Shaw, D., Grenfell, B. & Dobson, A. (1998) Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology*, **117**, 597-610.
- Smith, M. (1973) The effect of immersion in water on the immature stages of the Ixodid ticks-*Rhipicephalus appendiculatus* Neumann 1901 and *Amblyomma variegatum* Fabricius 1794. *Annals of tropical medicine and parasitology*, **67**, 483.
- Soberon, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett*, **10**, 1115-23.
- Soberon, J. & Peterson, A.T. (2005) Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, **2**
- Sonenshine, D., Hamilton, J., Phillips, J. & Lusby, W. (1991) Mounting sex pheromone: its role in regulation of mate recognition in the Ixodidae. *Modern Acarology*, **1**, 69-78.
- Sonenshine, D.E. (1993) *Biology of ticks. Volume 1*. Oxford University Press.
- Sonenshine, D.E. (2006) Tick pheromones and their use in tick control. *Annu. Rev. Entomol.*, **51**, 557-580.
- Stachurski, F. (2000) Modalités de la rencontre entre la stase adulte de la tique *Amblyomma Variegatum* (Acari, Ixodida) et les bovins: applications potentielles à la lutte contre ce parasite In:
- Stachurski, F., Zoungrana, S. & Konkobo, M. (2010) Moulting and survival of *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) nymphs in quasi-natural conditions in Burkina Faso; tick predators as an important limiting factor. *Experimental and Applied Acarology*, **52**, 363-376.

- Stachurski, F., Musonge, E.N., Achu-kwi, M.D. & Saliki, J.T. (1993) Impact of natural infestation of *Amblyomma variegatum* on the liveweight gain of male Gudali cattle in Adamawa (Cameroon). *Veterinary Parasitology*, **49**, 299-311.
- Stone, L. & Roberts, A. (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, **85**, 74-79.
- Strobl, C., Boulesteix, A.L., Kneib, T., Augustin, T. & Zeileis, A. (2008) Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics*, **9**, 307.
- Šumilo, D., Bormane, A., Asokliene, L., Vasilenko, V., Golovljova, I., Avsic-Zupanc, T., Hubalek, Z. & Randolph, S.E. (2008) Socio-economic factors in the differential upsurge of tick-borne encephalitis in central and Eastern Europe. *Reviews in medical virology*, **18**, 81-95.
- Sutherst, R., Wilson, L. & Cook, I. (2000) Predation of the cattle tick, *Boophilus microplus* (Canestrini) (Acarina: Ixodidae), in three Australian pastures. *Australian Journal of Entomology*, **39**, 70-77.
- Sutherst, R., Utech, K., Dallwitz, M. & Kerr, J. (1973) Intra-specific competition of *Boophilus microplus* (Canestrini) on cattle. *Journal of Applied Ecology*, 855-862.
- Tatchell, R. & Easton, E. (1986) Tick (Acari: Ixodidae) ecological studies in Tanzania. *Bulletin of Entomological Research*, **76**, 229-246.
- Tavirimirwa, B., Mwembe, R., Ngulube, B., Banana, N.Y.D., Nyamushamba, G.B., Ncube, S. & Nkomboni, D. (2013) Communal cattle production in Zimbabwe: A review. *Livestock Research for Rural Development*, **25**, Article #217. <http://www.lrrd.org/lrrd25/12/tavi25217.htm>
- Team, R.D.C. (2013) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Tønnesen, M., Penzhorn, B., Bryson, N., Stoltz, W. & Masibigiri, T. (2004) Displacement of *Boophilus decoloratus* by *Boophilus microplus* in the Soutpansberg region, Limpopo province, South Africa. *Exp Appl Acarol*, **32**, 199-208.
- Travassos Santos Dias, J. (1953) Lista das carraças de Moçambique e respectivos hospedeiros. III. *Anais dos Serviços de Veterinária e Indústria Animal de*, **1954**, 213-287.
- Travassos Santos Dias, J. (1991) Some data concerning the ticks (Acarina-Ixodoidea) presently known in Mozambique. *Garcia de Orta. Série de Zoologia*, **18**, 27-48.
- Tyre, A.J., Bull, C.M., Tenhumberg, B. & Chilton, N. (2003) Indirect evidence of density-dependent population regulation in *Aponomma hydrosauri* (Acari: Ixodidae), an ectoparasite of reptiles. *Austral Ecology*, **28**, 196-203.
- Uilenberg, G. (1990) Extension of the tick *Amblyomma variegatum* in the Caribbean: how can this serious menace be explained and what should be done? *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux*, **43**, 297-299.
- Utech, K., Wharton, R. & Kerr, J. (1978) Resistance to *Boophilus microplus* (Canestrini) in different breeds of cattle. *Crop and Pasture Science*, **29**, 885-895.
- Walker, J.B. & Olwage, A. (1987) The tick vectors of *Cowdria ruminantium* (Ixodoidea, Ixodidae, genus *Amblyomma*) and their distribution. *Onderstepoort J Vet Res*, **54**, 353-379.
- Wedderburn, P., Jagger, T., McCartan, B. & Hunter, A. (1991) Distribution of *Boophilus* species ticks in Swaziland. *Tropical Animal Health and Production*, **23**, 167-171.
- Wiens, J.J. (2011) The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2336-2350.
- Winrock & International (1992) Assessment of Animal Agriculture in Sub-Saharan Africa. *Winrock International Institute for Agricultural Development, Morrilton, AR*,
- Yeoman, G. (1968) Field vector studies of epizootic East Coast Fever. VI. The occurrence of *Amblyomma variegatum* and *A. lepidum* in the East Coast Fever zones. *Bulletin of epizootic diseases of Africa. Bulletin des épizooties en Afrique*, **16**, 183.
- Yoder, J.A. & Domingus, J.L. (2003) Identification of hydrocarbons that protect ticks (Acari: Ixodidae) against fire ants (Hymenoptera: Formicidae), but not lizards (Squamata: Polychrotidae), in an allomonal defense secretion. *International Journal of Acarology*, **29**, 87-91.
- Yoder, J.A., Pollack, R.J. & Spielman, A. (1993) An ant-diversionary secretion of ticks: First demonstration of an acarine allomone. *Journal of insect physiology*, **39**, 429-435.

- Yonow, T. (1995) The life-cycle of *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae): a literature synthesis with a view to modelling. *Int J Parasitol*, **25**, 1023-1060.
- Yoshimura, J. & Clark, C.W. (1994) Population dynamics of sexual and resource competition. *Theoretical population biology*, **45**, 121-131.
- Yunker, C.E., Andrew, H.R., Norval, R.A.I. & Keirans, J.E. (1990) Interspecific attraction to male-produced pheromones of two species of *Amblyomma* ticks (Acari: Ixodidae). *Journal of Insect Behavior*, **3**, 557-565.
- Zell, R. (2004) Global climate change and the emergence/re-emergence of infectious diseases. *International Journal of Medical Microbiology Supplements*, **293**, 16-26.



## **ANNEXES**



Annexe 1 : traits de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité

Tableau 1 : paramètre de ponte et éclosion des œufs d'*A. variegatum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité (T : température en °C, HR : humidité relative en % ; hôtes sur lesquelles les femelles se sont gorgées avec g :chèvres, c : bovins, s : moutons ; fem :femelle ; moy : moyenne, ET : écart-type ; durée donnée en jour)

T	HR	référence	hôte	poids fem	durée de la preoviposition			durée de la ponte			rendement en œufs		nombre d'œufs		durée de l'incubation			éclosion (%)
					No. Fem	Moy	ET	No. Fem	Moy	ET	Moy	ET	Moy	ET	No œufs étudiés	Moy	ET	Moy
15	44 55 67 75 85 97	Barré 1989	g	3.86	3	No	0		No	No	0	No	0	0	No	No	No	0
20	44	Barré 1989	g	3.86	3	15.5					0.3				100-200	No		0
20	55	Barré 1989	g	3.86	3	16.3					0.27				100-200	No		0
20	55	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			10
20	67	Barré 1989	g	3.86	3	15					0.34				100-200	No		0
20	67	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			17
20	75	Barré 1989	g	3.86	3	16					0.4				100-200	No		0
20	75	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			30
20	85	Barré 1989	g	3.86	3	13					0.5				100-200	61		45
20	85	Barré 1989	g	3.86	3										avec femelle			55
20	97	Barré 1989	g	3.86	3	12					0.55				100-200	54		25
20	97	Barré 1989	g	3.86	3										avec femelle			60
25	44	Barré 1989	g	3.86	3	13.6					0.25				100-200	No		0
25	55	Barré 1989	g	3.86	3	14.3					0.28				100-200	No		0
25	67	Barré 1989	g	3.86	3	13					0.31				100-200	No		0
25	75	Barré 1989	g	3.86	3	12					0.4				100-200	No		0
25	75	Barré 1989	g	3.86	3										avec femelle			40
25	85	Barré 1989	g	3.86	3	11.5					0.55				100-200	54		60
25	85	Barré 1989	g	3.86	3										avec femelle			57
25	88	Barré 1989	g	3.86	13	10.2	1.2		32.08	4	0.552	0.04	19 164	3 153	100-200	49.6	5.5	
25	97	Barré 1989	g	3.86	3	11					0.47				100-200	47		70
25	97	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			85
30	44	Barré 1989	g	3.86	3	14.8					0.28				100-200	No		0
30	55	Barré 1989	g	3.86	3	12.2					0.27				100-200	No		0
30	67	Barré 1989	g	3.86	3	13.2					0.22				100-200	No		0
30	67	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			5
30	75	Barré 1989	g	3.86	3	11					0.25				100-200	No		0
30	75	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			60
30	85	Barré 1989	g	3.86	3	8.5					0.3				100-200	45		65
30	85	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			60
30	97	Barré 1989	g	3.86	3	8					0.43				100-200	42		55
30	97	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			57



Annexe 1 : traits de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité

T	HR	référence	hôte	poids fem	durée de la preoviposition			durée de la ponte			rendement en œufs		nombre d'œufs		durée de l'incubation			éclosion
					No. Fem	Moy	ET	No. Fem	Moy	ET	Moy	ET	Moy	ET	No œufs étudiés	Moy	ET	Moy
35	44	Barré 1989	g	3.86	3	17.8					0.05				100-200	No		0
35	55	Barré 1989	g	3.86	3	16.3					0.05				100-200	No		0
35	67	Barré 1989	g	3.86	3	23.7					0.05				100-200	No		0
35	75	Barré 1989	g	3.86	3	17.4					0.02				100-200	No		0
35	75	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			35
35	85	Barré 1989	g	3.86	3	11.2					0.21				100-200	No		0
35	97	Barré 1989	g	3.86	3	8.2					0.17				100-200	49		0
35	97	Barré 1989	g	3.86											avec femelle			57
40	44. 55. 67. 75. 85. 97	Barré 1989	g	3.86	3	No	0		No	No	0	No	0	0	No	No	No	0
20	70	Centurier & Klima 1979	c	2.5	30	20.2	4.4	9	33.2	5.2						0		0
20	80	Centurier & Klima 1979	c	2.5	30	20.5	4	9	32.6	5.3						101		6
20	98	Centurier & Klima 1979	c	2.5	30	19.2	5.1	9	33.2	5.2						99		23.3
30	98	Centurier & Klima 1979		2.5	30	10.4	2.4	9	23.2	3.8						58.2		40.4
30	80	Centurier & Klima 1979		2.5	30	11	2.6	9	24.4	4.3						58.7		3.6
30	70	Centurier & Klima 1979		2.5	30	11.7	2.4	9	23.3	4.2						0		0
15	85	Dipeolu & Adeyafa. 1984	c	3.25	10	31	2	10	40	1			6554	17	1. 4. 8. 12è jour	83	1	91
15	85	Dipeolu & Adeyafa. 1984	s	3.25	10	30	1	10	32	1			3717	16	1. 4. 8. 12è jour	82	1	92
24	85	Dipeolu & Adeyafa. 1984	c	3.25	10	11	2	10	45	3			18667	53	1. 4. 8. 12è jour	62	2	97
24	85	Dipeolu & Adeyafa. 1984	s	3.25	10	13	2	10	32	2			12398	16	1. 4. 8. 12è jour	64	1	97
30	85	Dipeolu & Adeyafa. 1984	c		10	8	1	10	33	1			18961	32	1. 4. 8. 12è jour	29	1	83
30	85	Dipeolu & Adeyafa. 1984	s		10	8	1	10	21	1	0.4104		13116	11	1. 4. 8. 12è jour	29	1	84
37	85	Dipeolu & Adeyafa. 1984	c.s		10	0	0	10	0	0	0	0	0	0	1. 4. 8. 12è jour	No	0	0
18	76	Dipeolu & Ogunji 1980	c	2-2.5	200	29		200	36				8204					
18	76	Dipeolu & Ogunji 1980	c	2.5-3	200	20		200	38				6875					
18	76	Dipeolu & Ogunji 1980	c	3-3.5	200	25.5		200	45				5694					
18	76	Dipeolu & Ogunji 1980	c	3.5-4	200	26.2		200	50				2112					
22-27	75-80	Dipeolu & Ogunji 1980	c	2-2.5	200	11	2		32.7	3			18262					
22-27	75-80	Dipeolu & Ogunji 1980	c	2.5-3	200	11	3		45	8			20042					
22-27	75-80	Dipeolu & Ogunji 1980	c	3-3.5	200	10	3		42	8			22801					
22-27	75-80	Dipeolu & Ogunji 1980	c	3.5-4	200	11	2		35	5			25321					

Annexe 1 : traits de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité

T	HR	référence	hôte	poids fem	durée de la preoviposition			durée de la ponte			rendement en œufs		nombre d'œufs		durée de l'incubation			éclosion
					No. Fem	Moy	ET	No. Fem	Moy	ET	Moy	ET	Moy	ET	No œufs étudiés	Moy	ET	Moy
24	85	Dipeolu 1985	c	2.5	10	11		10	37				22348				62	
24	85	Dipeolu 1985	c	2.5	10	11		10	35				21479				60	
24	85	Dipeolu 1985	c	2.5	10	11		10	36				22168				61	
24	85	Dipeolu 1985	c	2.5	10	10		10	37				21907				62	
24	85	Dipeolu 1985	c	2.5	10	11		10	37				22368				62	
24	85	Dipeolu 1985	c	2.5	10	11		10	38				21409				64	
24	85	Dipeolu 1985	c	2.5	10	10		10	35				22571				65	
24	85	Dipeolu 1985	c	2.5	10	11		10	38				21614				62	
24	85	Dipeolu et al. 1989	c			12	1		25	1.5								
25	85	Ekpenyong & Akinboade 1991	c		50	11.5	3.66		30	7.35	0.741		18822	82.1			60	5.66
26	95	Garris 1984	g		104	12	5	53	35.3	15	0.41				85 observations	50.3	12	
28	85-90	Ilemobade & Mohammed 1976	c		67	9.72	2.36	61	41.13	1.92						41.13	1.92	
25	60	Iwuala & Okpala 1977	c	3-4	250	14	2		29	3	0.5123	0.01	19727	2136			71	3
27	80-85	Mwase 1991	c			10.17	0.76										52.33	3.71
18	80	Pegram 1984	c		13	16	5										128	6
18	80	Pegram 1984	c		20	20	3	13									122	6
28	80	Pegram 1984	c		13	12	2	13									46	4
28	80	Pegram 1984	c		60	12	3	57									50	4
30	84	Voutoulou 1987	c	3.25							0.052							

Annexe 1 : traits de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité

Tableau 2 : paramètre de ponte et éclosion des œufs d'*A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité (T : température en °C. HR : humidité relative en % ; hôtes sur lesquelles les femelles se sont gorgées avec g : chèvres. c : bovins. s : moutons ; fem : femelle ; moy : moyenne. ET : écart-type ; durée donnée en jour)

T	HR	référence	hôte	poids fem	durée de la preoviposition			durée de la ponte			rendement en œufs		nombre d'œufs		durée de l'incubation			éclosion (%)
					No. Fem	Moy	ET	No. Fem	Moy	ET	Moy	ET	Moy	ET	No œufs étudiés	Moy	ET	Moy
15	40	Norval 1977	c		3	No			No		0	0			500-1000	No		0
20	40	Norval 1977	c		3	27		3	51.333		0.3033	0.1			500-1000	No		0
26	40	Norval 1977	c		3	13		3	33		0.3567	0.27			500-1000	No		0
30	40	Norval 1977	c		3	10		3	27		0.5733	0.02			500-1000	No		0
35	40	Norval 1977	c		3	25		1/3 ont pondu	24		0.18				500-1000	No		0
15	70	Norval 1977	c		3	155		1/3 ont pondu	72		0.16					No		0
20	70	Norval 1977	c		3	20		2/3 ont pondu	58		0.57	0.02				No		0
26	70	Norval 1977	c		3	13		3	33.667		0.6167	0.04				67	9	30.4
30	70	Norval 1977	c		3	10		3	31.667		0.61	0.02				59	6	10.45
35	70	Norval 1977	c		3	20		1/3 ont pondu	16		0.15					No		0
15	90	Norval 1977	c		3	125		3	194.3	4.2	0.3033	0.1				No		0
20	90	Norval 1977	c		3	27		3	61	2.1	0.5567	0.02				140	19	96.75
25	90	Norval 1977	c		3	11		3	34.3	2.6	0.65	0.02				56	6	98.16
30	90	Norval 1977	c		3	10		3	36.3	8.6	0.56	0.04				42.5	2.5	89.12
35	90	Norval 1977	c		3	10		1/3 ont pondu	27		0.19					No	No	0
26	90	Norval 1974	c		27	11.1	2	8					14711			57.5	3	
28	90	Kunhert 1995	c	2.5							0.57	0.02						87
24	80	Jordaan & Baker			46													84.34
28	97	Dotson et al 1995				11			25	5								

Annexe 1 : traits de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité

Tableau 3 : paramètres liés à la métamorphose larvaire et nymphale d'*A. variegatum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité (T : température en °C. HR : humidité relative en % ; hôtes sur lesquelles les larves et nymphes se sont gorgées avec g : chèvres. c : bovins. s : moutons ; ET : écart-type ; durée donnée en jour)

T	HR	référence	métamorphose larvaire					métamorphose nymphale				
			hôtes	No. Larves	durée mue	ET durée	% mue	hôtes	No. Nymphes	durée mue	ET durée	% mue
25	90	Barré 1989	g	2890	19.01	2.1	71					
15	44	Barré 1989	g	60	No	No	0	g	60	No		0
20	44	Barré 1989	g	60	21	4	51	g	60	29		90
25	44	Barré 1989	g	60	21	4	53	g	60	25		93
30	44	Barré 1989	g	60	19	6	19	g	60	19		92
35	44	Barré 1989	g	60	No	No	0	g	60	16		90
15	55	Barré 1989	g	60	No	No	0	g	60	No		0
20	55	Barré 1989	g	60	21	4	76	g	60	28		90
25	55	Barré 1989	g	60	21	3	74	g	60	26		95
30	55	Barré 1989	g	60	12	3	46	g	60	20		93
35	55	Barré 1989	g	60	No	No	3	g	60	16		84
15	67	Barré 1989	g	60	No	No	0	g	60	No		0
20	67	Barré 1989	g	60	22	4	81	g	60	29		86
25	67	Barré 1989	g	60	22	5	85	g	60	27		86
30	67	Barré 1989	g	60	14	3	68	g	60	19		89
35	67	Barré 1989	g	60	No	No	0	g	60	15		93
15	75	Barré 1989	g	60	No	No	0	g	60	No		0
20	75	Barré 1989	g	60	22	4	90	g	60	29		83
25	75	Barré 1989	g	60	21	5	98	g	60	28		84
30	75	Barré 1989	g	60	14	3	88	g	60	18		90
35	75	Barré 1989	g	60	14	3	17	g	60	15		90
15	85	Barré 1989	g	60	No	No	0	g	60	No		0
20	85	Barré 1989	g	60	21	4	98	g	60	29		85
25	85	Barré 1989	g	60	21	5	98	g	60	26		92
30	85	Barré 1989	g	60	15	3	98	g	60	19		87
35	85	Barré 1989	g	60	13	3	78	g	60	16		90
15	97	Barré 1989	g	60	No	No	0	g	60	No		0
20	97	Barré 1989	g	60	21	3	100	g	60	29		90
25	97	Barré 1989	g	60	22	4	98	g	60	26		87
30	97	Barré 1989	g	60	15	3	96	g	60	19		72
35	97	Barré 1989	g	60	14	5	30	g	60	16		87

Annexe 1 : traits de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité

T	HR	référence	métamorphose larvaire					métamorphose nymphale				
			hôtes	No. Larves	durée mue	ET durée	% mue	hôtes	No. Nymphes	durée mue	ET durée	% mue
15	40.70.90	Centurier et Tilma 1979	r		No		0			No		0
20	70	Centurier et Tilma 1979	r		23	2	94	r		38	1.8	98
20	80	Centurier et Tilma 1979	r		23	3	94	r		38	2	98
20	98	Centurier et Tilma 1979	r		24	2	94	r		42	4	98
30	70	Centurier et Tilma 1979	r		13	2	94	r		19.7	1.3	98
30	80	Centurier et Tilma 1979	r		13	2	94	r		19.2	1.4	98
30	98	Centurier et Tilma 1979	r		13	2	94	r		22.5	3.3	98
13	75	van der Borght-Elbl 1977			No	No	0					
17	75	van der Borght-Elbl 1977			26							
21	75	van der Borght-Elbl 1977			16							
26	75	van der Borght-Elbl 1977			13							
31	75	van der Borght-Elbl 1977			11							
36	75	van der Borght-Elbl 1977			No							
25	75	Dipeolu & Ogunji (1977)	s		28			s		23.25		
25	75	Dipeolu & Ogunji (1977)	s		15.5			s		25.75		
25	75	Dipeolu & Ogunji (1977)	r		18.38			r		30.5		
28	85	Ilemobade & Mohammed 1978	g		18.81	3.25		g		25.09	3.25	
25	95	Garris 1984	r		17.7		77	g		25.6		95
27	90	van der Borght-Elbl 1977			18					16		100
25	85	Camicas & Cornet 1981	r		12			r		22		
27	90	van der Borght-Elbl 1977			24			c		18		100
18	75	van der Borght-Elbl 1977			30					31		
18	75	van der Borght-Elbl 1977			25					27		
18	75	van der Borght-Elbl 1977			12					19		
18	75	van der Borght-Elbl 1977			14					14		
26	85	Mwase et al. 1991	c		15.13	0.11				21.24	0.09	

Annexe 1 : traits de vie d'*A. variegatum* et *A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité

Tableau 4 : paramètres liés à métamorphose larvaire et nymphale d'*A. hebraeum* en conditions climatiques constantes de température et d'humidité (T : température en °C. HR : humidité relative en % ; hôtes sur lesquelles les larves et nymphes se sont gorgées avec g : chèvres. c : bovins. s : moutons ; ET : écart-type ; durée donnée en jour)

T	HR	référence	mue larvaire					mue nymphal				
			hôtes	No. Larves	durée mue	E.T. duration	% mue	hôtes	No. Nymphes	durée mue	ET durée	% mue
15	40	Norval 1977	r	40-70	180		0	s	40-70	No		0
20	40	Norval 1977	r	40-70	40		13.66	s	40-70	55		85.7
26	40	Norval 1977	r	40-70	25		22.04	s	40-70	25		100
30	40	Norval 1977	r	40-70	20		53.3	s	40-70	20		100
35	40	Norval 1977	r	40-70	20		36	s	40-70	25		90
15	70	Norval 1977	r	40-70	180		46.67	s	40-70	260		13.3
20	70	Norval 1977	r	40-70	37		51.1	s	40-70	50		94.74
26	70	Norval 1977	r	40-70	20		90	s	40-70	25		85
30	70	Norval 1977	r	40-70	20		92.3	s	40-70	20		100
35	70	Norval 1977	r	40-70	22		76.74	s	40-70	25		86.7
15	90	Norval 1977	r	40-70	180		41.8	s	40-70	No		0
20	90	Norval 1977	r	40-70	35		65.8	s	40-70	70		12.5
26	90	Norval 1977	r	40-70	22		93.8	s	40-70	25		92
30	90	Norval 1977	r	40-70	20		91.5	s	40-70	20		76.9
35	90	Norval 1977	r	40-70	25		98.04	s	40-70	25		46.5
26	90	Norval 1974	r		19.5	4		r.s		23.4	4	
28	90	Kuhnert et al 1995	c	39 rep			72	c	2 rep			98



## Annexe 2 : construction d'un enclos adapté à l'expérimentation de tiques

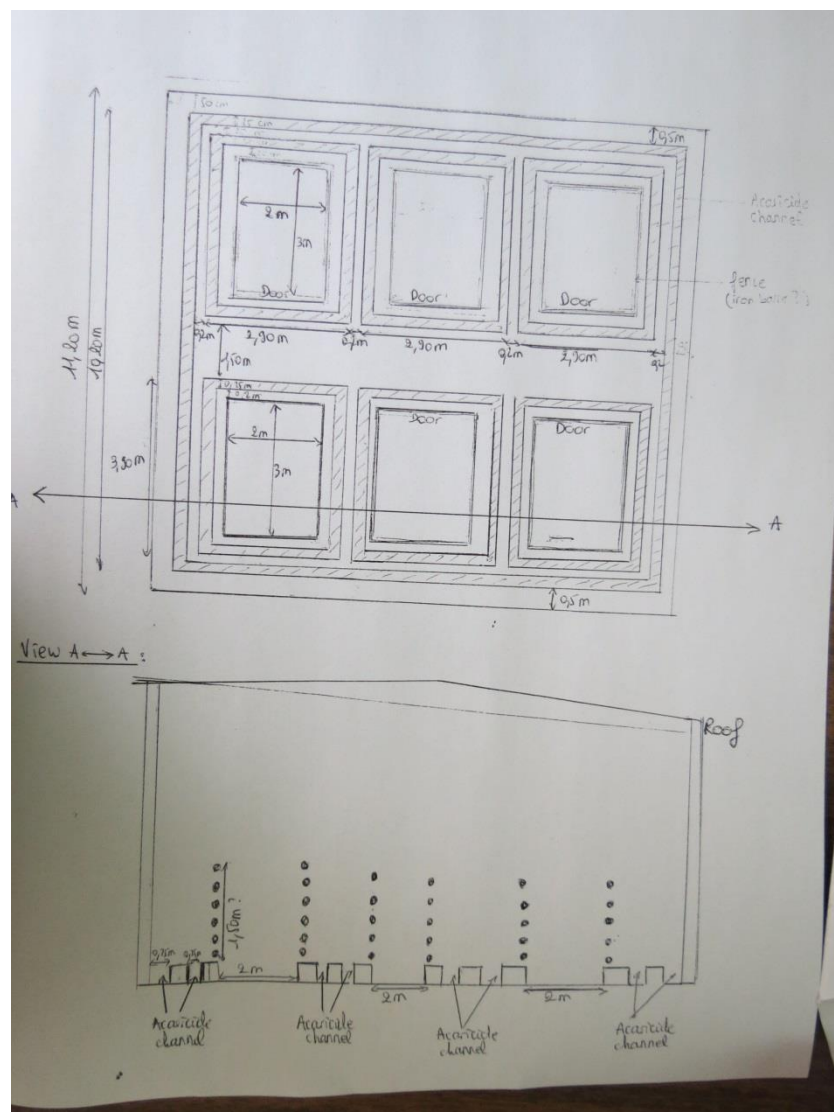


Figure 1: plan de l'enclos: chaque box est entouré d'une rigole (qui sera remplie d'eau avec du produit vaisselle afin d'éviter la dispersion des tiques). et l'ensemble des boxes est entouré d'une autre rigole.



Figure 2 : photo de l'enclos au Mozambique, construit en février-mars 2013



# PROTOCOL – Experiments to assess egg laying and hatching success of two *Amblyomma* species

Written by Laure Bournez [laure.bournez@antilles.inra.fr](mailto:laure.bournez@antilles.inra.fr)

- **Objective**

- To evaluate the egg laying and hatching rate of *A. variegatum* in the South of Mozambique. compared to those of *A. hebraeum*

- **Place**

- Eduardo Mondlane University. Maputo

- **Principles of the experiment**

- 10 engorged females of *A. variegatum* and 10 engorged females of *A. hebraeum* will be release in the field (in devices described below) every month from October to March to assess the success of egg laying and egg hatching.
- The engorged females will be placed in shadow area. under grass and bush.

- **Description of the area of experiments**

1/ accommodation for calves

Unfed males and females will be let feeding on calves.

A channel for water with soap will be inside of each room (to prevent the ticks spreading).

2/ natural area for the tick experiment under natural conditions

- natural habitat with bushes and grass

- a fence will be put around this area with a nest preventing the entrance of small mammals (height: around 1.70m).

- a channel in ciment for water with soup will be construct inside. This channel will be check and clean every day.

This channel will be 30 cm deep and 25 cm large. There will be a slight slope in direction to the outside part. And the interior wall will be 10 cm higher (40 cm) to protect the experiment area against the increase of water level due to the rains (Figure 1).

The cages receiving *A. hebraeum* and *A. variegatum* will be put in separated sides in the area (see Figure 2).

They will be placed at a minimum distance of 1m from the channel with water and soup. And 50 cm will be let between two cages.

The cages will but put in shadow area with grass. NOT in the area closed to the trunk (let the cages 1m far from the trunk when the grass starts to appear).

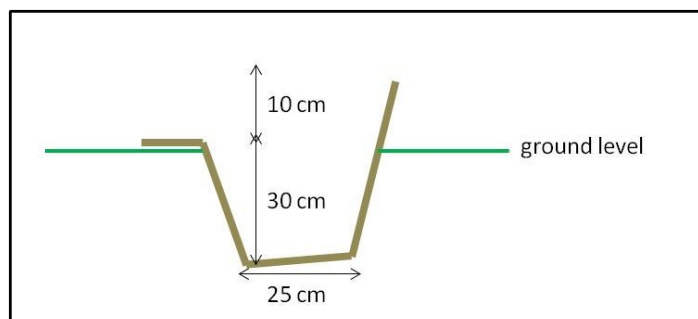


Figure 1: acaricide channel

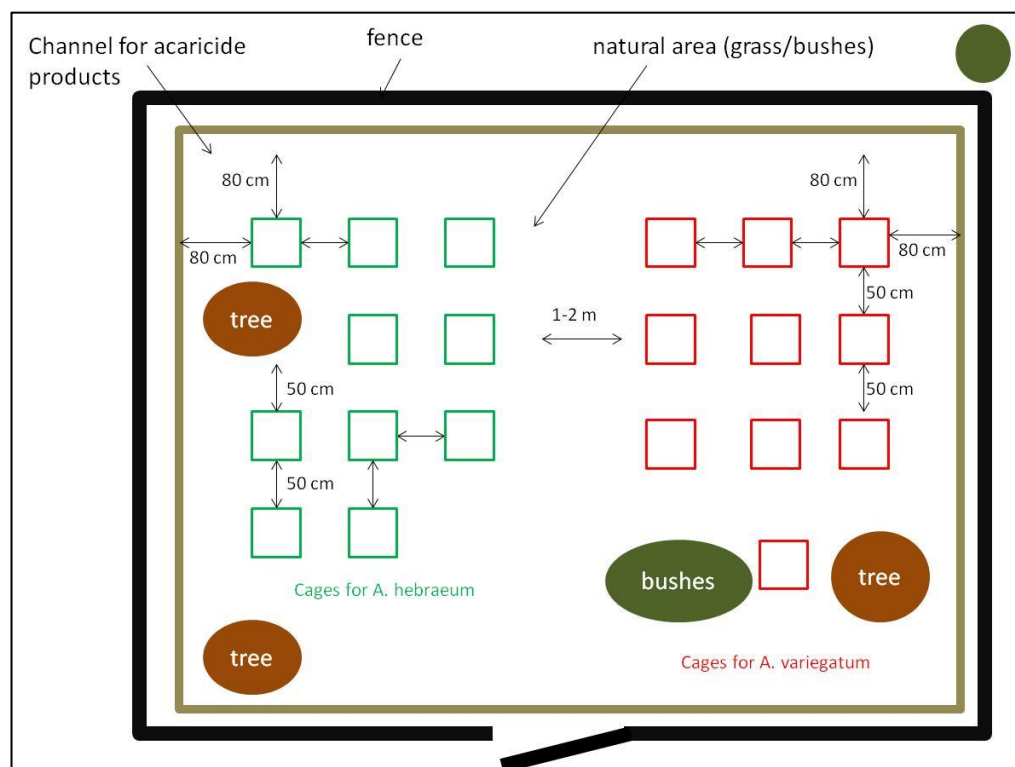


Figure 2: representation of the experiments area

- **Description of the “gauze tube” device for observation of engorged ticks under natural conditions**

The system is the one used by Pegram & Banda (1990).

Description by the authors:

<< Engorged stages were placed in pastures at times coinciding with their natural life-cycle patterns (...) Females were exposed individually. (...). Ticks for observations on development were placed in 20-mm-diameter plastic cups, 10-20 mm deep, covered at each end with nylon gauze. Ticks for survival studies were placed in the ground and covered with a closed 0.5-m gauze tube secured to an open-ended plastic tube, 50 mm in diameter, which was set into the ground to a depth of 30 mm. The gauze tubes were held upright by nylon attached from the top of the gauze column to a horizontal wire line. >>

Schema of the system:

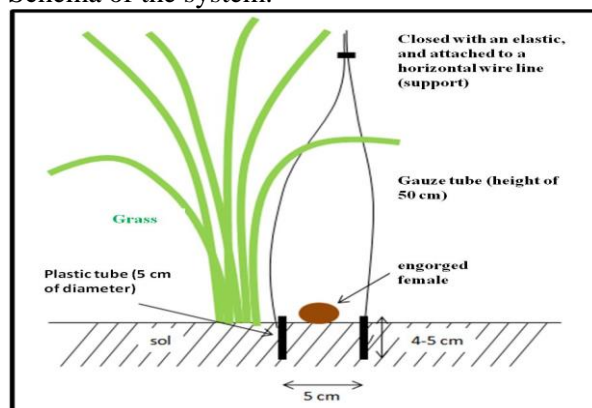


Figure 3: representation of the "gauze tube" described in Pegram & Banda (1990) allowing the observations of ticks under natural conditions



Figure 4: pictures of the gauze tubes

The top of the tubes will be attached to a steel bar (65 cm)

Beside, a cage will be put above the gauze tubes.

In total: each month we will install 2\*10 gauze tubes (during 4 months). We will install 6 tubes in one cage. During the experiment we will use 14 cages and 80 gauze tubes.

Materials:

- plastic tubes of 5 cm of diameter
- nylon gauze
- elastics
- wire line – support
- cages
- nails/tent peg

- **Description of the cages for ticks**

A frame of steel reinforcement bar (diameter: 6-8 mm). Gauze sewn on the four sides and enough high to be tight to close the cage. No gauze on the bottom. Dimensions should be adapted to the number of columns installed inside.

(L\*l=40cm\*40cm and height of 70 cm).

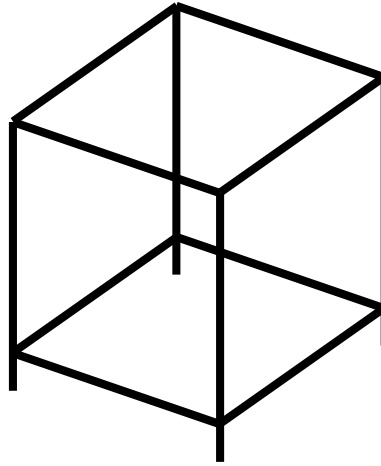
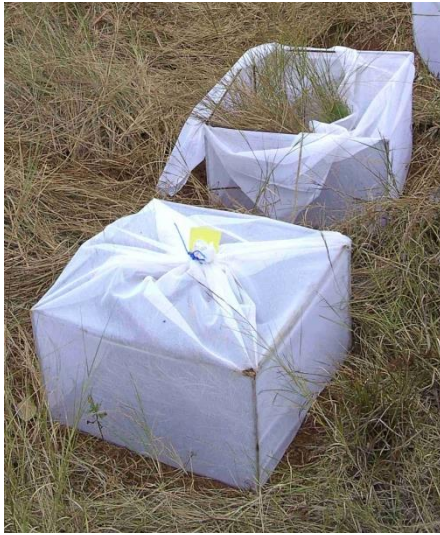


Figure 5: representation and pictures of the cage used for nymphs experiment in Madagascar (F. Stachurski): the height should be adapted for our experiment (65 cm).

- **Description of the experiments**

**1/ Step 1: engorgement of females on calves**

Two calves are needed for this part: one for the feeding of *A. variegatum* adults and the other for the *A. hebraeum* ticks.

Three bags for ticks are prepared for each animal: 2 jersey-bags of 15 centimeters of diameter for the flank of the calf and 1 bag put on one of the ear of the animal.

Hairs of flanks of calves can be cut if too long (it's not necessary to shave the hairs). Glue is applied on the skin and on one side of the bag. Wait 15 minutes before gluing the bag and the skin (wait that the glue dries a little bite). The other extremity of the bag is closed by elastic.

Put 8 males of *A. variegatum* on each bag in the flank (total of 16 males). And the same things for *A. hebraeum* on the calf 2: 8 males of *A. hebraeum* on each bag in the flank. (D0)

8 days later (D8). put 8 females *A. variegatum* in one bag and 7 females in the other bag on the flank of the calf 1 (total 15 female). The same thing with *A. hebraeum* on the calf 2.

See Figure 6.

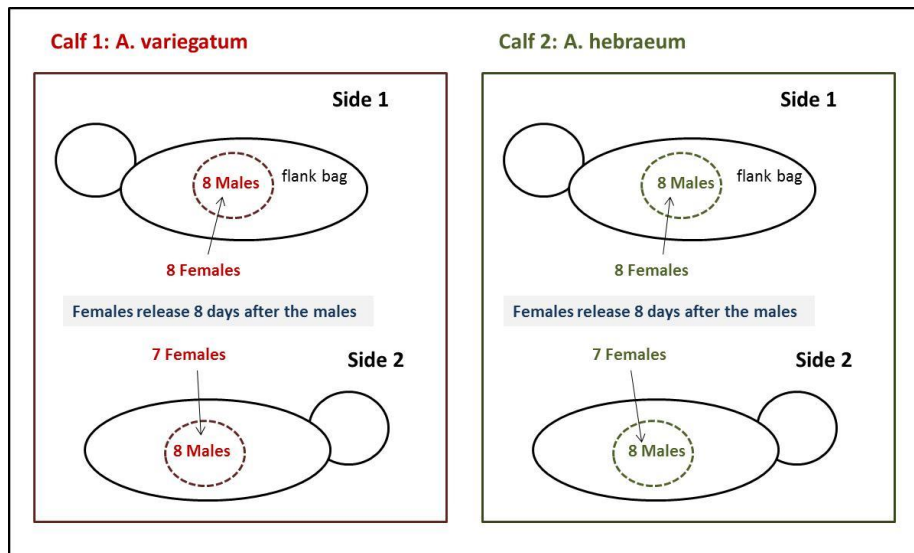


Figure 6: representation of the feeding-phase of ticks on calves

Check every-day that the bag is still well glued. and re-glued it if necessary.

After 7 days (D15). check every day if the females are engorged and drop-off and collect them. Note the number of days of feeding for each female. Then measure their weight.

Females are supposed to feed in 7-10 days (D15-D18).

→ **Data collected: identify each female. and note the number of feeding days/female and weight of each female.**

An **unique identifiant** will be attributed to each female with the following code:

- the number of the cohort (C1 for the first cohort)
- the number of the tick female with V for *A. variegatum* and H for *A. hebraeum* (V1 to V20 and H1 to H20).

For example for the cohort 1 we will have females identified as C1V1. C1V2. ... to C1V20 and C1H1. C1V2. ... to C1H20.

Write in the file "follow-up\_engorged\_females\_data.xlsx" the weight and the feeding duration for each female.

Send to me the file each month to [laure.bournez@antilles.inra.fr](mailto:laure.bournez@antilles.inra.fr) . like this I can follow the experiment and help you if needed.

## **2/ Step 2: releasing of engorged females under natural conditions (D15-D18)**

### Choice of the females for the experiment

Once all engorged females are collected (try to have less than 4 days before the first and the last detached female). **choose 10 females of *A. variegatum* if possible with a weight between 3 and 3.5g and 10 females of *A. hebraeum* with a weight between 2.2 and 3g** who will be released in tubes under natural conditions.

These females will be separated in two batches: for each species.

- 5 females who will be let in the tubes until the end of the laying of eggs: the eggs will be collected and weigh
- 5 females who will be let until the end of the experiment. ie until the larvae climb on the gauze tubes

For each species: each female will be attributed **randomly** to each of this group.

5 couples of females (1 female studying until eggs + 1 female studying until larvae) will be created.

To make the random attribution:

- For the females *A. variegatum*: write the names of the females in pieces of paper (one name per piece). write the group number (group 1 for females studied until the eggs. group 2 for the other) choose randomly a piece of paper with the name of the females and one with the group number. Continue until having 5 females in each group. Write the corresponding number in the table "follow-up\_engorged\_females\_data.xls").



- Do the same for the females *A. hebraeum*.

#### Preparation of the area before the first release of the engorged females

The cages will be already placed in the experiment area as represented in the figure 1: a group of 7 cages in one side who will contain the *A. hebraeum* females; and a group of 7 cages on the other side who will contain the *A. variegatum* females.

They will be placed at a minimum distance of 1m from the channel with water and soup. And 50 cm will be let between two cages.

The cages will but put in shadow area with grass. NOT in the area closed to the trunk (let the cages 1m far from the trunk when the grass starts to appear).

**If the grasses are too high.** cut them a little bite (around 40-50 cm of height). They can destroy the nest when they will grow up.

**A letter will be attributed to each cage** (a plastic with the letter will be put on the cage or a piece of wood/metal paint with the attributed letter and a representative schema with the attributed letters will be done). **Send me the schema when you finish it.**

#### Attribution of one cage for each couple of females (females studying until eggs + female studying until larvae)

A letter of cage will be attributed **randomly** to each couple of females of *A. variegatum* and to each couple of females of *A. hebraeum* separately: **the females of *A. variegatum* and *A. hebraeum* won't be released in the same cage.**

Each month. one couple of females will be released per cage. There are 7 cages in total.

For the following months. the maximum of couples per cage is 3.

To make the random attribution:

- For the females *A. variegatum*: write the names of the couple of females in pieces of paper (one name per piece). write the letter of the cages of *A. variegatum* in different pieces of paper (one letter per piece). choose randomly a piece of paper with the name of the couple of females and one with a letter. Write the corresponding letter (which corresponds to the identifiant of the cage) in the table "follow-up\_engorged\_females\_data.xls").

- Do the same for the females *A. hebraeum*.

#### Release of the engorged females in the gauze tubes

The females will be then released in the gauze tubes under grass and bush (see description above). **under the attributed cages.**

Each tube will be **identified by a colored plastic**. the same color for one cohort (use the plastic put in the material box: black. blue. white. yellow. red and the purple tissue). Report the color in the file "follow-up\_engorged\_females\_data.xlsx".

Put the engorged female not used in the experiments in the incubator.

NB: the engorged females not used in the experiments will be put in the incubator and will allow to continue the tick breeding and maybe to use larvae in other experiment.

### **3/ Step 3: follow-up of females**

Check 3-5 days after that everything is ok (cages. ...).

Let females during **10 days** (i.e 10 days after the detachment of the first female). It means at D25 : have a look if the females started to lay eggs. Open the tubes. try to lower the tissue as much as possible to have a look on the females. If the eggs are not visible. pick the females up and with precaution to see quickly if there are eggs.

- If no: go to **check every 3 days**.

- If the females started to lay eggs. note the day for the corresponding female and **wait 40 days** the end of the oviposition (>D70). Then take the eggs of 5 females and weight them.

**Data collected**

→ **note the day of the start of oviposition for each female**

→ weight the eggs cluster laid by 5 females Av and 5 females Ah

Note everything in the file “follow-up\_engorged\_females\_data.xlsx”

#### 4/ Step 4: Follow-up of eggs

The eggs are supposed to hatch **80 days after the start of laying of eggs**. Start to check if some larvae are visible **80 days after the start of laying of eggs** at the top of the gauze tube. Check if the larvae are alive. Try to separate the alive larvae from the dead ones in putting an elastic between the ones alive and the ones dead. Put an elastic at the bottom of the tubes (to closed it very well before removing it). Remove the tubes and put the live larvae in ethanol in one tube with the name of the corresponding female with the indication “alive” and the dead larvae in an other tube with the name of the corresponding female and the indication “dead”.

**Be very careful in the manipulation to not release larvae.**

If the eggs didn't start to hatch. **check every 3 days**.

NB: during all the duration of experiment. the cages should be check regularly (every week).

**At the end of the experiment. the area will be treated with acaricide.**

Count of larvae: I will be in charge to develop the methodology to count the larvae when I will arrive in January.

#### Data collected

→ note the day when all eggs hatch and count the number of larvae.

Note everything in the file “follow-up\_engorged\_females\_data.xlsx”

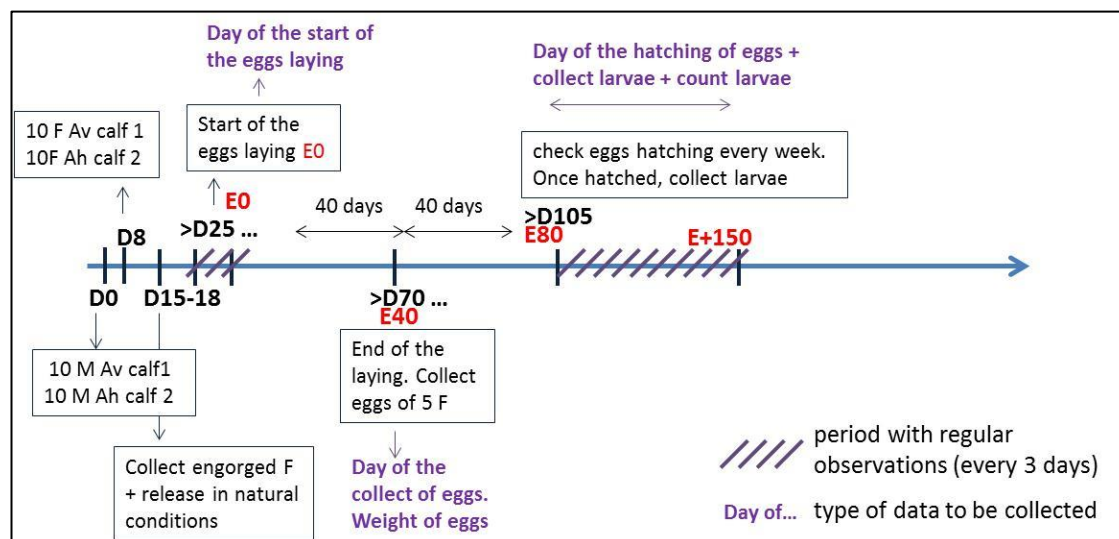


Figure 40: organization of the follow-up of one cohort - 10 females *A. variegatum* (Av) and 10 females *A. hebraeum* (Ah)

#### • Organisation - planning

- Need to have at least 15 unfed pairs *A. variegatum* and 15 pairs *A. hebraeum* in October. And in total need to have about 60 pairs *A. variegatum* and 60 pairs *A. hebraeum*.

Nymphs will be let feeding on goats (or calves) early August: on rabbits (batches of 50 nymphs on ears) or on goats (batches of 100 nymphs).

10 day before experiments (around 20<sup>th</sup> October): fed females and males on two calves .

Once engorged. females will be release in the field.

- Do the same every month around the 20<sup>th</sup> until 20<sup>th</sup> February.

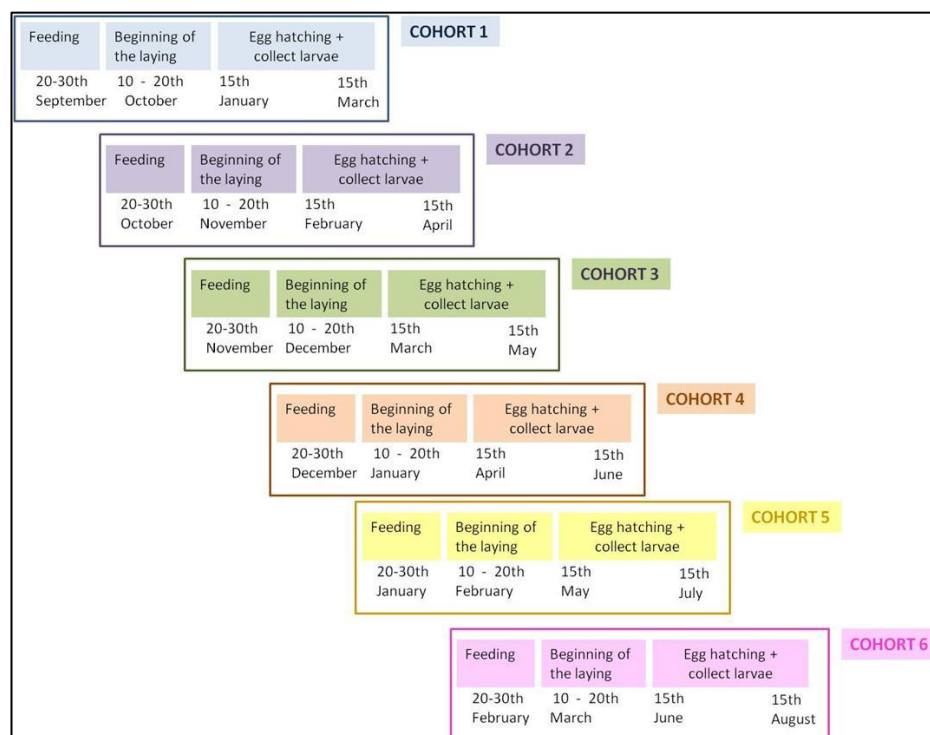


Figure 41: planning avec the experiment with the different cohorts

	Feeding	Start eggs laying	Eggs hatching period collect larvae	
cohort 1	20th-30th September	10th-20th October	15th January	15th March
cohort 2	20th-30th October	10th-20th November	15th February	15th April
cohort 3	20th-30th November	10th-20th December	15th March	15th May
cohort 4	20th-30th December	10th-20th January	15th April	15th June
cohort 5	20th-30th January	10th-20th February	15th May	15th July
cohort 6	20th-30th February	10th-20th March	15th June	15th August

Tableau 13: planning of the follow-up of the different cohorts

- **Data collected**

- Feeding duration of females *A. variegatum* and females *A. hebraeum* on calves
- Weight of engorged females (before installation in the field)
- Day of oviposition start of each female
- Day of the beginning of egg hatching
- Number of larvae

- **Description of biosafety measures**

We will conduct experiment on the tick *A. variegatum* in the University of Maputo. place where this tick is not found. Consequently it's important to take all the necessary measures to contain this ticks only in the area of this experiment.

### 1/ Calves accommodation for feeding ticks on calves



#### Description of the system to prevent the spreading of ticks outside:

- tick will feed in bags glued to the skin of the animals.
- a channel with water and soap will be put around the room of calves. and around all of the rooms.
- the feces of calves will be collected in bags places under the cages and be treated with acaricide. let inside during 1 day before releasing them outside.
- at the end of the experiment the areas will be treated with acaricides.

#### Practical measures

*Acaricide channel:* The level of water with soap will be check **every day**. And water with soap will be added every time that the level will be seen too low.

*Cleaning of the room:* during the time of the experiment. the room **SHOULD NOT BE CLEANED WITH WATER.**

#### Things to check EVERY DAY

During the experiment. people in charge of animals feeding/experiment should check EVERY DAY if:

- bags are still glued on the skin of the animals and well closed by a elastic
- the channel containing water with soap is **1/ clean** and **2/ full**. If it's not the case. they should clean or fill it.

## 2/ Areas for the observation of ticks under natural conditions

#### Description of the system to prevent the spreading of ticks outside:

- ticks released under a gauze tube (with thin mesh that won't let escape larvae). placed also under a cage that protect against animals. piece of wood...
- a channel with water and soup will be put around. and will be checked every day (no leaves. or other thing in the channel)
- around there will be a fence with nest preventing the entrance of people (door will be locked) and mammals
- people entering in the area of the experiment will put special white clothes and boots (PPE). Before going out this area. they will remove clothes. put them in water with soap and hang them in the line. and check if they don't have ticks on them.
- at the end of the experiment the areas will be treated with acaricides.

#### Practical measures

*Acaricide channel:* The acaricide channel will be check every day: every leaves. pieces of wood... will be removed. The level of water will be checked and fill with soup if necessary.

*Cages:* The cages and the small gauze tube inside will be checked every day.

- In case of hole in the large cage but without a hole in the small gauze tubes: a gauze tissue will be suited for covering the whole in the cage.

NB: a change of the cage will destroy the system and perturbs the ticks.

- In case of hole in the small gauze-tube:

if it's a cage with *A. variegatum* and the larvae already hatch: treat first the area with cages with acaricide and the remove the cage and tubes.

NB: It's important to treat first before removing cages to prevent the spread of larvae.

#### *Entrance in the experimental area*

- each person entering in the area have to put a special trousers and boots (white trouser).

- when the person goes out, he/she have to remove them before leaving the area, hang it in a wire line, and be careful not to have ticks when he goes out. The clothes will be put every 2 weeks in a bath with water and soup during 30 minutes and then put directly in the washing machine of the Center.

Things to do EVERY DAY:

The person responsible of the experiment has to go there EVERY DAY:

- First he will put the adapted clothes, and enter in the experiment area.
- Then he will check if all the cages are ok, and open them to check the tubes and the level of grass. If the level of grass is too high, cut it at 50 cm height.
- And finally, he will clean the acaricide channel: it means removing the leaves, piece of wood and all type of things in the channel; and check the acaricide level and complete if necessary.

**The person should do this in THIS ORDER. It's important not to touch the acaricide and then the tubes with the tick!**

Reference

Pegram RG, Banda DS (1990). Ecology and phenology of cattle ticks in Zambia: development and survival of free-living stages. Exp Appl Acarol. 8(4):291-301.